Azərbaycan Aqrar Elmi 2 2019 *Аграрная Наука Азербайджана*

UOT. 575.125•631.523.575.125

HETROZİSLİKDƏ HİBRİD GÜCÜNÜN (F_1; M_1V_1 ; M_1V_5) YARANMASININ GEN MEXANİZMİ

Q.M.MƏMMƏDOV
AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu

Çarpazlaşma (resiprok) aparmamışdan öncə onların hər birinin meyozunun profazasının bütün mərhələlərinin (mübadilə effektinin yaranma dərəcəsi) tədqiqindən və meyozun 2 fazasından sonra xromatid iplərinin mübadilə olunmasına görə mayandırma və mayalanma qabiliyyətli üç tip hetrogen cinsi hüceyrələri əmələ gətirir. Onlar morfoloji əlamətlərinə görə bir-birindən fərqlənməmələrinə baxmayaraq genetik cəhətcə yaranmış bir-birindən fərqli hetrogen cinsi hüceyrələrdir. Birinci qrupa o hüceyrələr daxildir ki, meyozun sonunda onların nüvəsindəki 2 mübadilə olunmuş xromatid ipləri olur. Bu tipli cinsi hüceyrələr ümumi formalaşan cinsi hüceyrələrin 25%-ni təşkil edir. Məhz bu tipli tozcuqların eyni tipə malik olan yumurtacıq hüceyrələrini mayalandırmasında formalaşan bitkilər arasında fiksə olunmuş əlamətlərə və yaranan variasiya tiplərinə görə hetrozis effektliyi verən bitkilərə seçmədə tez-tez təsadüf edilir. İkinci qrupa mayalandırma və mayalanma qabiliyyətli o hüceyrələr daxildir ki, onların nüvələrindəki xromatid iplərindən biri mübadilədə iştirak etmiş (meyozun sonunda), digər ip isə mübadilə prosesində iştirak etməmiş olur. Bu tipli mayanlanma və mayalandırma qabiliyyətli hüceyrələr, meyozun sonunda formalaşan ümumi cinsi hüceyrələrin 50%-ni təşkil edir. Bu hüceyrələrin birləşməsindən inkişaf edən bitkilər arasında seçmədə hetrozis effektliyi (varsiasiya tipləri daxil olmaqla) verən formalara epizodik təsadüf edilir.

Üçüncü qrupa o hüceyrələr daxildir ki, meyozun sonunda onların nüvələri mübadilədə iştirak etməyən iki xromatid ipindən formalaşır və bu hüceyrələr ümumi formalaşan cinsi hüceyrələrin 25%-ni təşkil edir. Bu tipli cinsi hüceyrələrin birləşməsindən formalaşan fərdlər arasında seçmədə hetrozis effektliyi verən bitkilərə təsadüf edilmir.

Açar sözlər: *meyoz, profaza, cinsi hüceyrə, nüvə xromatid ipi, hetrozis effekliyi, genetik balans, gen, kombinasiya, daima seçmə, konvergent, kumliyativ seçmə, hametlərin seçilməsi, resiprok çarpazlaşma.*

Hetrozis hadisəsini 1772-ci ildə İ.Kelreyter əlamətlərinə görə iki müxtəlif tütün bitkisi arasında apardığı çarpazlaşmadan F_1-də hibrid gücünün yaranmasını müşahidə etmiş və bu metodun sənaye əhəmiyyətli təsərrüfatlarda tətbiq etməyi məsləhət bilmişdir. Hibrid gücünün F_1-də yaranmasının səbəbləri uzun illər açılmamış və verilən izahların çoxu spekulyativ xarakter daşıyır. Hetrozis effektliyinin F_1-də yaranmasının elmi faktlarla izahını bir-birindən asılı olmayaraq Şell və İst 1911-ci ildə, Xaynson isə 1913-cü ildə vermişdir. Onların hər üçü belə hesab edirdilər ki, müxtəlif cinsli cinsi hüceyrələrin çarpazlaşmada iştirakı yumurtacığın inkişafını nizamlayır, hibrid rüşeymlərinin inkişaf sürətini intensivləşdirir və sonda bəzi hibridlərin hetrozis effektliyi F_1-də yüksəlir. Beləliklə, sonda belə nəticəyə gəlmək olur ki, hetroziqotluq özü-özlüyündə çarpazlaşmada hibrid gücünün üzə çıxmasının əsas göstəricisidir. Hetrozis gücünün fizioloji tənzimlənmə metodu onun yaranmasının səbəblərini və təcrübələrdən alınan faktların nəticələrini düzgün izah edə bilmir. Bununla yanaşı bu metod onun sonrakı nəsillərdə davam etdirə bilməməsinin səbəblərinə də aydınlıq gətirə bilmir. Sonralar qeyd olunan müəlliflərdən biri (İst) hetrozis gücünün yaranmasına dair verdiyi fərziyyənin deffektli olduğunu etiraf etməyə məcbur olmuşdur.

Sonralar, Cons (Jons 1917) aldığı nəticələrə əsasən digər fərziyyəni təklif etmişdir. Bu fərziyyədə müəllif hetrozis hadisəsini dominant, yaxud dominantlıq faktorlarının bir-birinə təsirindən yarandığını qeyd edir (inkişafa və məhsuldarlığa görə). Consa görə ali orqanizmlərdə inkişafa (boya) və məhsuldarlığa cavabdeh olan genlərin sayı çox olub, onlar müxtəlif xromosomlarda yerləşirlər. Bu genlərin bir hissəsinə çarpaz tozlanan hetroziqot halındakı populyasiyalarda təsadüf edilir. Onların arasında məcburi (özü-özünü tozlandırmada) tozlandırılmış xəttlərin çoxunda bu genlər qorunub saxlanılır. Bu genlərin bəzilərinin itirilməsi hibridin boy-inkişafına və məhsuldarlığına müsbət təsir göstərir və onların homoziqotdakı bir sıra ressesiv genlərlə bir yerdə olması özünü tozlandırmış xəttlərdə depresiya effektini yaradır. Özü-özünü tozlandırmış xəttləri coğrafi cəhətcə uzaq olan xəttlərlə çarpazlaşdırdıqda aşağıda göstərilən nəticələrin alınmasına gətirib çıxarır: a) ressesiv genlərin, onların normal allelləri ilə birgə fərdlərə boğucu təsiri; b) fəaliyyətdə olan genlərin artması və onların təsirindən F_1-də hibridlərdə hetrozis effektliyinin üzə çıxması.

Müsbət istiqamətli genlər xromosomlarda nə qədər çox toplanarsa inkişafa boğucu təsir edən ressesiv genlərin fəaliyyətini hibrid bitkilərdə dayandırır və F_1-dəki bəzi hibridlərin hetrozislik güclülüyünü

maksimum həddə çatdıra bilir. Hibrid güclülüyü tamlıqla, birinci nəsildəki hibridlərdə üzə çıxır. Sonrakı nəsillərdə hibrid güclülüyü enir və tezliklə yox olur. Tədqiqatçıların hetrozis effektliyini sonrakı nəsillərdə saxlamaq cəhti boşa çıxmış və istisna hallarda bəzi hibridlərdə bu effektin saxlanılması müşahidə edilmişdir. Cons bu uğursuzluğu onunla izah edir ki, bir genlərin hibridlərdə hetrozis güclülüyünə-yəni boy inkişafa, məhsuldarlığa müsbət təsirinə baxmayaraq, onlardan bəziləri poliletal ressesiv genləri olan xromosomda olur və onlar bu xromosomdakı ressesiv genlərlə ilişikli qalırlar. Bunun nəticəsində alınan bitkilərdə homoziqot vəziyyətində bir xromosomda ressesiv genlərlə ilişikli qalan müsbət effektli F_1-dəki genlərin sonrakı nəsildə bir xromosomda qalmaması az inandırıcı görünür. Bu sahədə aparılan təcrübələrdən alınan nəticələrdən məlum olmuşdur ki, Consun fərziyyəsinə bəzi düzəlişlərin edilməsi çox vacibdir. Qustafsson (Custafsson 1941 və Xall (Hull) 1945) qeyd edir ki, dominant və ressesiv genlərin bir-birinə təsirindən onların nəzarətində olan əlamətlərin üzə çıxması hetrozis effektliyinin F_1-də yaranmasının əsas göstəricisidir.

Kestl (Castle, 1946) belə hesab edir ki, allellərin bu cür təsirindən dominant gen ilə onun tərəf müqabili olan gen arasındakı münasibətdən tənzimləyici effekt meydana çıxır və nəticədə xüsusi maddənin sintezi onun bitkidə toplanması baş verir, bu tipli sintez prosesi qeyd olunan genlərin nəzarətində olur. Göründüyü kimi o haldakı hetrozis effektliyi bu genlərin bir-birinə təsirindın F_1-də yaranır, onda onların sonrakı nəsildə bu kombinasiyada qalması az inandırıcı görünür və cinsi yol ilə F_1-dəki gen kombinasiyasının F_2 və sonrakı nəsillərdə davam etdirməsi qəti şəkildə qeyri-mümkün olur. Bununla yanaşı hal-hazırda bir sıra tədqiqatçıların apardıqları təcrübələrin nəticələrində qeyd olunur ki, kəmiyyət əlaməti olan məhsuldarlıq bir sıra irsi genlərin fəaliyyətindən asılı olur və digər əlamətləri də nəzarətdə saxlaya bilir və bu əlamətlərin kompleks birliyindən bitkinin məhsuldarlığı yaranır (çiçəklərin sayı, meyvənin çəkisi, quraqlığa, xəstəliyə dözümlülüyü və s.). Burada məhsuldarlığın xüsusi gen ilə idarə olunduğunu qeyd etsək düzgün olmazdı (məhsuldarlığın bitkinin bütün genotipləri ilə).

Özü-özünü tozlandırmış xəttin hetrozis effektliyi mexanizminin açılması böyük əhəmiyyət kəsb edir, ona görə ki, yeni metodların istifadəsində F_1-dəki müsbət istiqamətli gen effektliyi sonrakı nəsillərdə təkrarlana bilsin. Hetrozis effektliyinin sonrakı nəsillərdə üzə çıxması üçün F_1-dəki hibridlərin vegetativ çoxalması və cinsi apomiksin apomiktik yol ilə toxumların əmələ gəlməsi tələb olunur. Bu yollar bir neçə hissəyə bölünür: a) diplospor yolu ilə rüşeym kisəsinin ana hüceyrə- mikrospordan yaranması; b) apospor zamanı rüşeym kisəsinin nutselisun somatik hüceyrəsindən yaranması-xalaza. c) adventiv embronluq zamanı rüşeymin, budağın somatik toxumasından formalaşması.

Genotipik polimorfizm, apomiktik və cinsi çoxalma kompleksinin hetrozislikdə istifadəsində xüsusi önəm daşıyır. Tədqiq olunan fərdlərin hetroziqot təbiətindən üzə çıxan hetrozislik, bizim subyektiv fikrimizə görə bu əlamət üçün hazırlanmış metod balanslaşdırılmış hetrozis effektini allopoliplodiliyi autopoliploidlərin hibrid hetrozisliyi birliyindən alınması və onların vegetativ yol ilə artırılması real görünür. Balanslaşdırılmış struktur hetroziqotluqda hetrozis effektliyinin möhkəmləndirilməsi mümkün olur, o zaman ki, alınan hibridlərin meyozunda xromosomlarda translokasiyadan sonra qapalı disklər əmələ gəlsin.

Yuxarıda çox qısa hetrozis hadisəsinə dair ədəbiyyat məlumatlarından da göründüyü kimi təcrübələrdə müşahidə edilən hetrozis effektliyi faktının, genetik, fizioloji, sitoloji izahları üst-üstə düşmədiyi üçün onun işləmə mexanizmi indi də aydınlaşdırılmamış qalır. Qarşımızda əsas məqsəd təcrübəyə cəlb olunan bitkilərin profazasının bütün mərhələlərini tədqiq etməklə onun yaranma mexanizminə aydınlıq gətirməkdir.

Material və metodikalar

Hetroziqot bitkilər arası çarpazlaşmada genlərin Mendel prinsipi ilə nəsillərdə işləmədiyini nəzərə alaraq Güleyşə ilə qısaboylu nar bitkisi arasında çarpazlaşma aparılmamışdan öncə onların izolə edilmiş mühitdə əlamətlərin parçalanma dərəcəsini öyrənmək məqsədi ilə alınan cücərtilər üzərində müşahidələr aparılmışdır. Toxumlar əkilməmişdən öncə təcrübəyə cəlb olunmuş bitkilərin aşağıda qeyd olunan əlamətləri onları vegetativ yol və toxum ilə artırdıqda təkrarlanır:

a) Güleyşə sortu tam meyvəyə 4-5 ildən sonra düşür.

b) Qısaboylu nar meyvəyə 6-9 ay arasında düşür.

c) Güleyşə sortu üç il sonra çiçək verir, lakin bu çiçəklərin demək olar ki, hamısı meyvə verməyən çiçəklər olur.

d) Qısaboylu nar 6 aydan sonra çiçək verir və bu çiçəklərin arasında meyvə verən çiçəklərə də təsadüf edilir.

e) Güleyşə və qısaboylu nar bitkilərini həm vegetativ həm də toxumla əkdikdə onların hər biri ayrılıqda hündür və qısa boyluluq xassəsini nəsillərdə qoruyub saxlayırlar və M_1V_1 aralıqlara təsadüf edilmir.

İkinci tərəfdən şarpazlaşmadan öncə bu bitkilərin əlamətlərinin parçalanma (tezliyi) dərəcəsi müəyyən edildikdən sonra onların qönçələri ölçülərinə görə ayrı-ayrılıqda Karnua (6:3:1) məhlulunda 24 saat saxlanılmış artan faizli etanoldan material keçirdikdən sonra (30, 50, 70%) $70^{\%}$ etanolda tədqiq etmək üçün saxlanılmışdır. Material karminlə rənglənmə-

mişdən öncə dəmir zərdabda saxlanılmış, distillə suyunda yuyulmuş, üzərinə karmin rəngləyicisi əlavə edilərək qaynayana qədər qızdırılmış, 30^0 termostatda 24 saat saxlanıldıqdan sonra mikroskopda profazanın mərhələlərini analiz etmək məqsəd ilə sitoloji preparatlar hazırlanmışdır. Çarpazlaşmaya cəlb edilən bitkilərin göstərilən keyfiyyətlərinin öyrənilməsindən sonra onların arasında resiprok çarpazlaşma aparılmışdır. Bu məqsədlə ilk növbədə qısa boylu narın meyvəverən çiçəkləri ana götürülmüş və Güleyşənin tozcuqları ilə tozlandırılmışdır. İkinci etapda Güleyşə nar sortunun meyvəverən çiçəkləri ana götürülmüş və qısaboylu narın tozcuqları ilə mayalandırılmışdır. Hər iki təcrübə eyni vaxtda aparıldığı üçün onların meyvələrindəki toxumlar ayrı-ayrılıqda əkilmiş və alınan cücərtilərin qeyd olunan əlamətlərinin hetrozis effektliyi müəyyən edilmişdir. Bu təcrübənin aparılması zamanı F_1-dəki cücərtilərin digər məsələləri də ətraflı öyrənilmişdir (1). Biz burada çarpazlaşmadan alınan F_1-dəki hibridlərin hetrozis effektliyinin faktlara əsaslanan mexanizminin yaranma prinsispinin nəticələrini veririk.

Tədqiqat işinin müzakirəsi və nəticələri.

Hetrozis mexanizmi tam araşdırılmamış sistem kimi çarpazlaşmadan birinci nəsildə yaranan “hibrid gücünün” təsirindən bitkinin boyunun çox sürətlə inkişaf etməsi, məhsuldarlığının (F_1-də) dəfələrlə valideynin məhsuldarlığından yüksək olmasıdır. Bitkilər (təmiz xətt) arasında aparılan çarpazlaşmanın birinci nəslində bu cür müsbət keyfiyyətlərin yaranmasının səbəbləri dərindən araşdırılmasına baxmayaraq, onun mexanizminə dair hər hansı konkret faktiki nəticə əldə edilməmişdir. Hetrozis hadisəsini M.İ.Kelreyter (1768) tütündə apardığı təcrübələr zamanı aşkar etmişdir. Sonralar seleksiya ilə məşğul olan bir sıra alimlər müxtəlif növə aid bitkilər üzərində apardıqları təcrübələrdə hetrozisliyi təkrarən müşahidə etmişlər. lakin hetrozis gücünün yaranmasını Ç.Darvin “Bitki aləmində çarpazlaşma və öz-özünün tozlandırma” əsərində ətraflı vermişdir. Darvinə görə hibrid gücü müxtəlif xassəli cinsi elementlərin birləşməsindən yaranır. Darvin hələ o dövrdə cins və növlər arasında məhsuldarlığı yüksək olan fərdlərin alınmasında hetrozis metodundan istifadə edilməsini məsləhət bilmişdir. Seleksiyaçı alim Bill, qarğıdalı bitkisində bu metodu tədbiq edərək valideyn bitkinin əlamətlərindən fərqli olaraq çarpazlaşmadan (F_1) alınan hibridlərdə məhsuldarlığı 15%-ə qədər yüksəltməyə nail olmuşdur. Lakin bu nəticə digər seleksiyaçıları qane etmədiyi üçün, onlar məhsuldar sortlara çarpazlaşmada daha çox üstünlük vermişlər.

Birinci nəsildə məhsuldar hibridlərin alınması üçün ikiqat xəttlərarası çarpazlaşma metodunu 1905-ci ildə Şell hazırlamağa nail olmuşdur (inbriding və yaxud məcburi öz-özünü tozlandırma, təmiz xəttin yaranması). Aparılan müxtəlif sortlararası çarpazlaşmadan alınan müxtəlif hibrid kombinasiyaları arasında elələrinə də təsadüf edilmişdir ki, F_1-də bu kombinasiyalar arasında məhsuldarlığına görə “hibrid gücü” digərlərindən dəfələrlə yüksək olmuşdur. Consun təcrübələrindən alınan nəticələr göstərir ki, çarpazlaşmadan alınan iki sadə hibridlər arasında birinci nəsildə yüksək məhsuldarlığı olan formalar alınır (ikiqat xəttarası çarpazlaşmadan, F_1-dəki hibridlər). Bu cür formaların toxumlarına inkişaf prosesində çox zəhmət, enerji və qida tələb olunmur. Bu zaman aşağı məhsuldarlığı olan hibridlərin toxumlarının miqdarı 100 dəfə azalır. O dövrdə ikiqat xətlərarası çarpazlaşma (F_1-də hibridlərin alınması) metodu ilə qarğıdalıdan məhsuldar hibridlərin alınması, nəzəri genetikanın inkişafına təkan vermişdir. Heterozisin genetik təbiətli olmasını, müasir genetika iki əsas nəzəri konsepsiyada ön plana çəkir; a) dominant faktorların F_1-dəki hibrid kombinasiyalardakı genlərin fəaliyyətlərinin yüksək dərəcədə olması fərziyyəsi; b) F_1-dəki fərdlərin yüksək dərəcəli dominanatlıq yaxud hetroziqotluq fərziyyəsi; İlk fərziyyənin iki variantında hibrid gücünün F_1-də yaranması mexanizminin açılmasına cəhd göstərilir.

İki fərziyyənin bəzi aspektlərini təcrübə yolu ilə dəyişməklə verilən ideyalar hetrozis mexanizminin tam açılmasında istiqamətləndirici konsepsiya olaraq qalır. Bunu da xüsusi qeyd etmək lazımdır ki, hetrozisə aid hər iki hipoteza heç də spekaltativ düşüncənin məhsulu deyildir. Bu konsepsiyalar praktiki təcrübələrdən alınmış nəticələrə əsaslanır. Şell və İst hetroziqotluq fərziyyəsini təcrübələrdə aldıqları nəticələrə əsasən irəli sürmüşlər. Dominantlığın yüksək fəallığı hipotezasının müəllifi isə Consdur. Müəllif dominantlığı yüksək fəaliyyət faktoru kimi, bəzi hallarda isə dominantlıq fərziyyəsi də adlandırmışdır. Dominantlıq nəzəriyyəsinə görə çoxlu sayda genlər orqanizmin inkişafına və məhsuldarlığına təsir edə bilir. Genlərin təbii seçmədə müsbət istiqamətli, birgə fəaliyyəti zamanı, onlar dominanta, yarım dominanta çevrilə bilirlər, ressesivlər isə mənfi istiqamətli genlər olaraq qalır. Populyasiyaların inkişafında iştirak edən çoxlu miqdarda mənfi istiqamətli ressesiv genlər mutasiyaları daima yaradırlar və onların təsirindən bitkilərin öz-özünü mayalandırma gücü enir və bu keyfiyyət homoziqot halına keçdikdə üzə çıxır. İnbridinqdə xəttlər arası çarpazlaşmada, zərərli ressesiv genlərin təsirindən çox istiqamətli dominant genlərin təsir effektliyi boğulur və bunun da əsas səbəbi ressesiv allelli lokusların müxtəlif xəttlərin xromosomlarındakı uyğun gen sahələrinin üst-üstə düşməməsidir.

Buradan da göründüyü kimi son nəticədə allel faktorlarının iki tərəfli təsir anlamına gətirib çıxarıryəni ressesiv genlərin dominant allellərə təsirindən boğulurlar. İnbridinqdə bu tipli genlərin bir-birinə təsiri zamanı çarpazlaşmada yüksək istiqamətli dominantlıq effektinin alınması Davenportun təcrübələri-

nə əsaslanır və müəllif bu faktoru, sayı nisbətən az olan xüsusi genlərin təsiri ilə əlaqələndirir. Hal-hazırda əsas məsələ (hetrozisin F_1-də üzə çıxması) hibrid orqanizmlərin inkişaf mərhələlərində əlamətlərin hetrozis gücü ilə üzə çıxması, prosesin bir sıra faktorlardan asılılığı və fərdlərin hər birinə zəif də olsa fərdi genlərin təsirindən yaranmasıdır. Bu zaman dominantlıq anlayışının məzmunu dəyişir və fərdin allel cütlüklərinin təsirindən daha çox, iki valideynə xas olan çoxlu sayda faktorların hibridlərdəki bu və digər əlamətlərə kompleks təsir imkanı inkişaf prosesində yaranır. Bütün bu çatışmazlıqları göstərməyimizə baxmayaraq, dominantlıq fərziyyəsinin yeni variantı öz aktuallığını qoruyub saxlayır. Populyasiya genetikasına görə çarpaz mayalanan populyasiyaların ressesiv mutasiyalar tezliyinə əsasən tarazlığın yaranmasına cəhd olunur və mutasiyanı yaradan mənfi istiqamətli ressesiv genlərin əlavəsinə baxmayaraq, seçmədə onların çoxu eliminasiya olunur. Əgər bu mənfi istiqamətli tam ressesiv mutasiyadırsa, onda seçmədə onların homoziqota təsiri olur. Populyasiyalarda nə qədər çox ressesiv allellər olarsa, o qədər çox ressesiv homoziqotların üzə çıxmasına gətirib çıxarır və o qədər də çox onlar seçmədə eliminasiyaya uğraya bilirlər. Bu cür homoziqotların yaranması populyasiyaların orta həyatilik qabiliyyətini aşağı salır. Mutasiyanın təqribi yaranma sürəti və lokusların sayı məlum olduqda (mutasiya yaradan), çarpaz mayalanan növün maksimal hetrozis effektini yaradan səbəbləri təyin etmək olur. Qarğıdalıda aparılan hesablamalarda bu rəqəm 5%-dən yuxarı olmur və praktik cəhətcə alınan nəticələr mütləq 5%-dən aşağı olur, həqiqətdə isə ən yaxşı xəttlərarası hibridlərin məhsuldarlığı kontroldan 30% yüksək olur. Dominant faktorların zərərli ressesivləri boğmasına hetrozisin yaranmasının əsas səbəbi kimi baxmaq düzgün olmazdı. Bunun genetik səbəbinin izahı ondan ibarətdir ki, qeyri-normal inbredinq və enbridinq çarpazlaşmadan sonda normal həyatın bərpasının əsas səbəbi ola bilər? Təcrübələrdən bu cür nəticələrin alınmasından çox-çox öncə, dominant faktorların təsirindən hetrozisin yaranmasına dair digər təkliflər irəli sürülmüşdür. Onların arasında hetrozisin yaranmasında xoş istiqamətli dominant faktorların additiv təsirini xüsusi qeyd etmək lazımdır. Bəzi tədqiqatçıların (Kıbl və Pelyu) iki noxud hibridinin inkişafı zamanı valideynlərindən kifayət qədər fərqli əlamətlərin müsbət dominantik factorların təsiri ilə yarandığı qeyd edilir. Onlardan biri buğumarasının uzanmasına, digər dominant faktor isə sayının artmasına təsir edir. Bu prosesin gedişində hər iki faktorun təsirindən bu effektin yaranması müşahidə olunur. Lakin dominant faktorun təsiri mürəkkəb situasiyada, yəni əlamət çoxlu miqdarda allel cütlükdən asılı olduqda bu tipli effektin yaranması mümkün olur və ən güclüsünün hibridlər arasında üzə çıxmasına gətirib çıxarır və onlardakı çoxlu miqdarda lokuslar, dominant müsbət istiqamətli allellərlə müəyyən olunur. Beləliklə, bu izahdan belə fikir yaranır ki, hibrid gücünün yaranmasının hetroziqotluqla dolayısı əlaqəsi vardır. Belə fikir irəli sürülmüşdür ki, öz-özünü tozlandırmışdan alınan güclü hibrid xətti, müsbət istiqamətli dominant faktorla, mənfi istiqamətli ressesiv gen arasında sıx ilişikliyin yaranmasına mane olur. Sonralar sübut edildi ki, hibridin nəhəngliyinə kifayət sayda genlərin təsiri ilə formalaşan orqanizm, müsbət istiqamətli dominant faktorları yalnız hibrid homoziqot halında olduqda nəhənglik yaranır və miqdarı olduqca az olur $(1/4)^n$. Burada n-faktoru ona nəzarət edən genlərin miqdarıdır. Məhz yalnız praktikada aparılan çarpazlaşmadan alınan bitkinin zərərli ressesiv genləri digər xəttin müsbət istiqamətli dominant genləri ilə kompensasiya olunur. Bu cür sistem təbiətdə çarpaz mayalanan bitkilərdə sabit qalıb daima yaranır və onların üst-üstə düşən genləri olmur.

Populyasiyalarda yaranan cinsi hüceyrələr (mayalanmada birləşənlər) bir-biri ilə üst-üstə düşməyən genetik strukturları yaradırlar və onlar güclü punktlarına (aktiv zonalarına) görə fərqlənirlər, bir-birini tamamlayırlar və bu strukturların hibrid gücü çarpazlaşmadan alınan hibridlərdə üzə çıxır. Aydınlıqla izah olunan inbridinqdə degenerasiyanın yaranma səbəbləri və müsbət istiqamətli dominant faktorların additiv effekti çox aktual və geniş rezonanslı olub, nəzəri cəhətcə allel olmayan dominant faktor (epistaz) hadisəsinin hetrozis effektində rolu danılmazdır və əsas rolu, onun bir hissəsinin (valideyn xəttin) spesifik kombinativ qabiliyyətli olmasındadır və bəzi hallarda epistazın ümumi kombinativ qiymətləndirmədə də rolu ola bilər. Yuxarıda qeyd edilənlərdən də göründüyü kimi müsbət istiqamətli dominant faktor konsepsiyası yalnız bir fərziyyədən ibarət olmayıb, müxtəlif təkliflər birlışdirilərək hetrozis effektinin yaranması üçün vahid fərziyyə kimi irəli sürülür: a) dominant faktorların zərərli ressesivləri-əsir kimi onu boğması; b) dominant faktorların additiv effektliyi; c) qeyri-allellərin bir-birinə təsirləri (epistaz)

Lakin dominantlıq fərziyyəsi nə qədər populyar olsa da bir sıra hallarda hetrozis effektinin üzə çıxmasına verilən vahid fərziyyə bəzi tələblərə cavab vermir. Dominantlıq faktorunun ilk fərziyyəsi yalnız inbridinqdə hibrid gücünün enməsi faktının izahını verir və inbridinq xəttin çarpazlaşmadan sonra normal həddə düşməsini həqiqətə uyğun izah edir. Lakin qarğıdalıda aparılan təcrübələrdə çox da böyük olmayan kooreliyasiyalı öz-özünü tozlandıran xəttin hibrid gücünün müsbət istiqamətli dominantlığın sayı ilə özü-özünü tozlandıran xəttin effektiv kombinasiya qabiliyyətliliyinin dominantlıq nəzəriyyəsi ilə üst-üstə düşmür. Hal-hazırda bu nəzəriyyənin bəzi müddəalarının düzgünlüyü şübhə doğurur. Bunun da əsas səbəbi homoziqot ressesiv allelləri, homoziqot-

ları və hetroziqotları dominant allellər ilə tutuşdurduqda üzə çıxır. Məhz buna görə də göstərilən faktlardan alınan yekun nəticədə qeyd olunur ki, ressesiv genlərin zərərli olmamasını onların yalnız homoziqot halında zərərli olması ilə eyniləşdirməsi düzgün olmazdı. Müəyyən edilmişdir ki, təbii populyasiyaların genlər ilə doyuzdurulmasında və gen bloklarının (dayaqlarının) çoxluğunda qeyri-müsbət istiqamətli ressesiv genlərin bioloji rolunun inkar edilməsi düzgün olmazdı. Bizə bunları deməyə əsas verir ki, mənfi istiqamətli ressesiv genlərin hətta homoziqotdakı ressesiv genotiplərinin bir hissəsi olub, populyasiyalara uyğunlaşmış olurlar və təbii seçmənin tezliyinə uyğuun fəaliyyət göstərirlər.

Göstərilən bu faktlar, yalnız monofaktoral hetrozisin aşkar edilməsindən sonra (dominantlıqdan daha yüksək) aydın olmuşdur. Homoziqot vəziyyətindəki ressesiv faktorun sərbəst tozlanan qarğıdalı sortlarına müsbət təsiri müəyyən edilməmişdir. Bu yol ilə əldə edilən sortlar məhsuldarlığına görə nəzəri cəhətcə valideynlərdən fərqli olmalıdırlar. Qarğıdalının məhsuldarlığı ilə təsadüf edilən toxumların ressesiv əlamətlərinin tezliyi arasında asıllılıq təcrübələrdə müəyyən edilməmişdir. Halbuki onların ilk hipotezində dominantlıq nəzəriyyəsinin əsas funksiyası bu fərziyyənin köməyi ilə zərərli ressesivlərin ört-basdır edilməsindən ibarət olmuşdur. Lakin bütün bunlara baxmayaraq bu fərziyyənin bir hissəsi olan additiv effektliyi və allel olmayan genlərin bir-birinə təsiri ideyası, fakt olaraq qalmaqda davam edir. Hal-hazırda, zərərli genlərin dominant faktorlarla boğulması bu fərziyyə daxilində çox kiçik yer tutur. Sonralar aydın oldu ki, homoziqot bitki xəttlərində inbridinq metodundan istifadə edilməsinin əsas məqsədi zərərli ressesiv genlərin yalnız elminasiyasını aradan götürmək olmayıb, alınan konstant bitki formalarından böyük maştabda seçilən hetrozislərin ən yaxşı hibrid kombinasiyalarını yaradan toxumları əmələ gətirmək olmuşdur.

Hetrozisin yaranması mexanizminə dominant ilişikli faktorların təsiri ilə verilən fərziyyədə bir sıra çatışmazlıqlar üzə çıxdığı üçün onunla yarışa girən dominantlıqdan da yüksək hetrozislik fərziyyəsi tədqiqatçıları daha çox cəlb etməyə başladı. Bu fərziyyənin əsas məğzi - bəzi bir-birinə təsir edən allel cütlüklərinin iki üzvü arasında aparılan çarpazlaşmada birinci nəsildəki hetroziqot hibrid Aa gücünün, homoziqot AA və aa-dan daha yüksək pillədə durması və ondan dəfələrlə üstün olmasıdır. Bu zaman belə düşünmək olar ki, hetroziqotda hər iki allel (Aa) müxtəlif funksiyanın daşıyıcısına çevrilirlər və onlar bu prosesdə bir-birini tamamlayırlar. Məhz buna görə də çoxlu allellərin dominantdan da yüksək güclülüyü yalnız bir-birindən fərqlənən allel cütlüyünün təsirində üzə çıxması əsas ideya olaraq verilən fərziyyədə qəbul edilir. Bu cür effektlik o zaman mümkün olur ki, homoziqotdakı ressesiv iki allel (aa) zərərli təsirlidir. Beləliklə, dominantlıqdan daha yüksək effeklikdə bir lokus həddində olan allellər arası təsirdən, komplementar effektin yaranmasıdır. Darvin bu effekti valideyn hametlərinin differensasiyası ilə əlaqələndirirdi. Təcrübələrdə bu ideyanın təcrübədə sübutunun olmamasına baxmayaraq, hetroziqotun hər iki homoziqotdan üstünlüyü ideyası genetiklər və seleksiyaçılar tərəfindən qəbul edilmirdi. Buna baxmayaraq, İst öz fərziyyəsini canlandırmaq üçün allel seriyasına əlavə (komplementar) fizioloji təsirlərin olduğu ideyasını irəli sürür. Sonralar dominantlıqdan güclü hipotezi bir sıra təcrübələrdən sonra təsdiq olundu. Mutagenlərin bitkilərə təsiri (qarğıdalı, yasmen) zamanı çoxfaktorial monohibridlərdə hetrozis gücünün üzə çıxması nəticəsində bu hipoteza təcrübələrdə təsdiq olundu. Təcrübələrdə yalnız bir lokusa görə fərqlənən iki xətt arasında çarpazlaşmadan alınan monohibridin (Aa) hibrid gücünün homoziqotlar olan AA və aa-dan (valideyn) dəfələrlə üstün olması təsdiq olundu. Dominantlıqdan üstün nəzəriyyənin yeni variantı Rendel tərəfindən verilmiş və onu fizioloji tarazlıq nəzəriyyəsi adlandırmışdır. O, fizioloji nəzəriyyənin müzakirəsində eyni allel cütlüyü olan iki homoziqotun eyni digər allel cütlüyünün orqanizmin optimal inkişafına az yararlı hetroziqotları ön plana çəkir. Rendelin anlayışına görə, bunun əsasını genin sintez məhsulları olan boy maddələri təşkil edir. Bununla yanaşı dominantlıqdan da üstün nəzəriyyənin faktiki təsdiqi qarğıdalının xəttlərarası çarpazlaşmada hetrozis gücünün yaranma effektinə əsaslanır. Bu tipli hibridlər 4 qohum olmayan xəttlərarası kombinasiyadan alınır. Əgər sadə xəttlərarası hibridlərin hetrozis effektliyi valideynin, ikiqat hibridlərinin alınmasında rol oynamasının izahı zərərli ressesivlərin dominant allellərlə zərərsizləşdirməkdirsə, onda sadə hibridlərin çarpazlaşması nəticəsində onların hametlərə parçalanmasından və cütlük faktorunun rekombinasiyasından sonra, çoxlu miqdarda zərərli homoziqot ressesivlər yaranmasıdır və alınan ikiqat hibridlər boy inkişaf gücünə görə sadə hibridlərdən aşağı pillədə olamlıdır. Həqiqətdə isə qarğıdalının ikiqat hibridi inkişaf gücünə görə ən yaxşı sadə hibridlərdən geri qalmır. Bu proses dominantlıq gücü nəzəriyyəsinin müdəallarına uyğun gəlir. Hər lokusun allel seriyasının ikiqat hibridləri də sadələr kimi hetroziqot ola bilirlər. $(A_1xA_2)x(A_3xA_4)$ aparılan çarpazlaşmadan sonra 4 genotip olan A_1A_3, A_1A_4, A_2A_3, A_2A_4 hetroziqotları yaranır və onlardan hər biri sadə hibridlər kimi hetroziqotdurlar. İkiqat xəttlərarası çarpazlaşmada hetrozis effektinin yaranmasının asanlıqla izahı dominantlıq gücü fərziyyəsinə və praktikada yüksək məhsuldar ikiqat qarğıdalı hibridinin alınmasına əsaslanır. O da

məlumdur ki, çox güclü ikiqat xəttlərarası hibridi, 4 kombinasiyalı xəttlər ilə çarpazlaşmada praktikda almaq qeyri-mümkün olur (eyni sortdan alındığı kimi). Bunun üçün qohum olmayan homoziqot xəttlərdən istifadə olunur (alınan müxtəlif sortlardan) və onlar lokusların çox hissəsində olan müxtəlif tipli allellərdir. Məhz bu cür qohum olmayan homoziqot qarğıdalı xəttlərinin ikiqat hibridləri də sadə xəttlərarası hibridlər kimi hetroziqotdurlar. Dominantlıq gücünün təcrübələrdə təsdiqini tapmasına baxmayaraq, hibrid gücünün hetroziqotluq dərəcəsindən asılı olmasını bir sıra müəlliflər tərəfindən müdafiə olunur. Lik antidominantlıq gücü fərziyyəsinin əleyhinə eksperimental təcrübələrə əsaslanan qarğıdalının konvergent yolu ilə yaxşılaşdırılması metodunu verir. Hetroziqotluğun hibridlərdə azalması (bu yol ilə alınan xəttlərdə) heç də məhsuldarlığın dominantdan da güclü nəzəriyyəsindəki kimi aşağı enmir. Tərsinə, bu yol ilə alınan hibridlər məhsuldar olurlar nəinki kontrol bitkilər. Lakin bu nəticələrin alınmasına baxmayaraq, dominantlıq gücü nəzəriyyəsinə bu metodun təsiri az olmuşdur.

Dominantlıq gücü nəzriyyəsinin əleyhinə ikinci arqument isə öz-özünü tozlandıran növlərin hetroziqot hibridləri heç də həmişə homoziqot valideynlərindən üstün ola bilməməsidir (məhsuldarlığına və stabil inkişafına görə). Göründüyü kimi bu tipli formaların yalnız bir hetroziqotluğu kifayət etmir. Bununla yanaşı bir sıra hallarda dominant güclülüyünün təsirini, qeyri-allel genlərin effektliyindən ayırmaq mümkün olmur. Onları bir-birindən dəqiq ayırmaq üçün riyazi analiz metodu ilə qeyri-allel genlərini təsir effektini, dominant gücünün təsir effektindən ayırmaq mümkün olur. İnbredinq xəttin diallel çarpazlaşması zamanı müəyyən edilmişdir ki, dominantlıq güclülüyü prosesində qeyri-allellər iştirak etmədikdə onların bu effektliyə təsiri olmur. Ona lazım olan mühitdən fərqli dominant güclülüyünə yeni mühitin təsiri azaldıqda, görünən dominantlıq effektlik tədricən enir və dominant güclülüyü ilə birlikdə yaratdığı effektivlik onunla birlikdə tədricən yox olur. Beləliklə, dominantlıq gücü nəzəriyyəsi irsi müxtəlifliyiə əsaslanan hibrid gücünün yaranmasını təmin edir və bu effektliyin yaranmasında mütləq, hetroziqot vəziyyətində olan lokuslar iştirak edir. Burada dominantlıq nəzəriyyəsindən fərqli olaraq dominantlıq gücü nəzəriyyəsini yalnız genlərin qeyri-allel və allel vəziyyəti ilə xarakterizə etmək düzgün olmazdı. Dominantlıq gücü nəzriyyəsi əsasən hetroziqotluqdakı lokuslar arası təsirlərə, dominantlıq isə müsbət istiqamətli dominant genlərarası təsirlərə istinad edir.

Bunu xüsusi qeyd etmək ona görə lazım gəlir ki, bu formada müxtəlifliyin interpritasiyası zamanı, allel və qeyri-allel genlərarası münasibətləri müasir genetika anlayışında öz əhəmiyyətini itirmiş olur. Bizim subyektiv fikrimizə görə dominant güclülüyü psevdoallellər arası bir-birinə təsirlərdən yaranan yeni məzmunlu münasibətidir. Müasir tədqiqatçılar psevdoallelizmə nadir hadisə kimi baxmırlar və bu mexanizmlə fəaliyyət bütün lokuslara xas olan xarakterik keyfiyyətdir. Doğrudur, dominant güclülüyü fərziyyəsi hetrozisin yaranmasının bir sıra aspektlərini əhatə edir, lakin hetrozisin əmələ gəlməsinin bəzi tələblərinə tam cavab vermir. Xüsusən də hetrozis effektliyinə bu prosesin gedişində xarici mühitin təsiri nəzəriyyədə tam öz əksini tapmır. Sağlam və güclü hibridlər yalnız ona uyğun olan torpaq-iqlim şəraitində özlərinə xarakterik olan müsbət cəhətləri üzə çıxara bilirlər. Təcrübələr zamanı müəyyən edilmişdir ki, ikiqat hibridlərin məhsuldarlığından əyintilər az hallarda yaranır və bu cür müsbət keyfiyyət ona yararlı olan torpaq-iqlim şəraitində baş verir. Çox hallarda bu keyfiyyətin yaranmasına çarpazlaşmada iştirak edən formaların sitoplazmatik xüsusiyyətləri önəm daşıyır və bunu resiprok hibridlərin güc müxtəlifliyində müşahidə etmək olur. Təkamül nöqteyi nəzərdən hetrozis effektliyinə diqqət yetirdikdə Dobjanski tarazlıqlı xromosom mexanizmi (tarazlıqlı euhetrozis) ideyasını irəli sürür. Bu mexanizmdə xromosomda inversiyanın toplanması gen rekombinasiyasının qarşısını alır. Müəllifə görə təbii populyasiyaların çoxu genlərin sayına görə tez-tez polimorf xüsusiyyətlərinə malik olurlar. Bu tipli gen toplumları inversiyalı gen bloklarından fərqlənirlər. Hetrozis effektliyində xromosom versiyasının tarazlıq polimorfizmdə krossinqoverin boğulmasının səbəbi kimi inversiyanın çoxlu sayda yaranması ilə əlaqəndirilir. Krossinqover yoxluğunun adaptiv poligen kompleksi, vahid struktur kimi xromosomda qorunub saxlanılır və istiqamətləndirilir. Tarazlaşmış hetrozis effektliyi, domianatlıqda da güclü prosesin müsbət nəticəsidir və bu proses təkamüldə yaranan uyğunlaşmanın istiqamətlərindən biridir. Bu mexanizm bir sıra növlərin populyasiyalarında çox sayda genotiplərini birliyini qoruyub saxlayır və müxtəlif ekoloji vəziyyətə orqanizm uyğunlaşa bilir (populyasiya daxilində tutduğu sahədə). Yuxarıda qeyd olunan hetrozisin genetik nəzəriyyələrinin analizi göstərir ki, bu proses çox mürəkkəb və anlaşılmaz mexanizm olub, genetikanın digər istiqamətləri ilə sıx əlaqəlidir. Hetrozisin effektini hər hansı genetik istiqamətlərin biri ilə izah etmək qeyri-mümkündür (məsələn bir tipə aid olan genlərarası mexanizm ilə). Hetrozis orqanizmdə müxtəlif istiqamətli genlərlə idarə olunan proseslərin cəmindən yaranan effektli nəticədir. Qeyd olunan fərziyyələrdən heç biri irsi faktorların təsirinə əsaslanan və təsdiq olunan faktla bu nəzəriyyələrin vahidliyi hələlik müəyyən edilməmişdir. Lakin onların arasında bir-biri ilə rəqabət aparan və bu hipotezaların təcrübədən alınan

faktlara söykənməsi şübhəsiz onların bir hissəsi dəqiqləşdirilmiş faktlara əsaslanır.

Genetik ideyaya əsaslanan və ümumi hetrozis nəzəriyyəsinin fraqmentləri ilə əlaqəsi olan genetik balans nəzəriyyəsidir. Hetrozis nəzəriyyəsi əsasən təcrübədən alınan hibrid güclülüyü üzərində qurulmuş və bu mexanizmin Mendel qanunları ilə əlaqəli fərziyyəsi yaradılmışdır. Həqiqətdə isə hibrid üstünlüyü (valideyn formadan) yalnız boy-inkişaf ilə qurtarmır, buraya alınan hibridin bir sıra əlamətləri-o cümlədən morfoloji, biokimyəvi, fizioloji və digər xassələr daxildir. Hibridin güclü boy inkişafı müsbətə doğru dəyişən əlamətlərindən biridir. Onu geniş mənə daşıyan hetrozislə əlaqəli və ona bənzədilməsi düzgün olmazdı. Bununla yanaşı hetrozisi tənləşdirmək adaptiv əhəmiyyətli hibridlərlə qeyri-mümkün olur, ona görə ki, üzə çıxan hibridlərdə bu və digər əlamətlər mütləq olmadığı üçün nəhəngliyini mühitə uyğunlaşdıra bilmir. Beləliklə, hetrozis hadisəsi hibridin valideynlərdən inkişafına görə bir sıra əlamətlərinə görə üstünlüyünün üzə çıxma prosesidir. Əlamətlərin üzə çıxma dərəcəsi, prosesin gedişi kəmiyyət ölçüləri ilə xarakterizə olunur.

Hibridlərin əlamətlərinin inkişaf dərəcəsinin və kəmiyyət ölçülərinin dəyişməsi ya onun böyüməsi, ya da kiçilməsi ilə müşahidə olunur: məhz buna görə də təcrübədə hetrozisin həm pozitiv həm də neqativ tərəfləri hibridlərdə üzə çıxır. Pozitiv tərəfi hibridlərin bütün inkişaf prosesində praktiki cəhətcə müsbət hal kimi qəbul edilir. Hetrozisin yaranmasının səbəblərinin izahı zamanı inkişafın daha geniş probleminin öyrənilməsinin, orqanizmin inkişafında irsiyyətin tənzimlənməsi problemi ilə əlaqəli olmasına heç bir şübhə qalmır. Göstərilən bu halda yalnız bir fərqlənmə xüsusiyyəti, yəni hibridlərin hetroziqot xüsusiyyəti ön plana çəkilir. Bu zaman irsi təsir faktorunun hibridin inkişaf mərhələsindəki fiziologiyası onun təsir fiziologiyasından ayrılmamalarıdır. Ona görə ki, göstərilən hibridlərin xüsusiyyəti təbiət üçün qeyri-adi hadisə deyildir. Çarpazlaşma ilə mayalanan növlərə aid bütün orqanizmlər ümumi qaydaya görə hetroziqot olurlar. Onların bəzilərinin hibridlərində lokusların sayı çox, digərlərinin lokuslarının sayı az olur. Beləliklə, hibridlik nadir qeyri-adi hadisə olmayıb, sadəcə olaraq orqanizmin tipik halıdır.

Hibrid orqanizmlərin, təcrübə prosesində öyrənilməsinə (nəzarət altında orqanizmlərdə aparılan çarpazlaşmada) qeyri hibrid olmayanlara nisbətən daha çox üstünlük verilir və bunun da əsas səbəbi materialın hibrid olub olmaması, ya da təsadüfi hibridin olmasıdır (irsiyyəti məlum olmayan). Əlamətlərin inkişafının irsiyyət mexanizminin tənzimlənməsi sisteminə və nəticə ilə səbəbin irsi faktorlar arası rabitədə sıx olmasına və nəzarətdə olan əlamətlərə, genetik balans nəzəriyyəsi kimi baxılır. Bu nəzəriyyədə hetrozisin irsiyyət ilə nizamlanmasının mexanizminin açılmasına imkan verir və hetrozisin kəmiyyət ölçüsünün əmələ gəlməsinin analizini asanlaşdırır. Genetik balans anlayışında cəmləşən mürəkkəb xarakterli irsiyyət faktoru ilə əlamətlərin əlaqəsini tam əks etdirir. Bu nöqteyi nəzərdən hər bir əlamətin inkişafı prosesində, ona çoxlu miqdarda qeyri-irsi və irsi faktorların təsiri təyin edilir. Ən sadə halda onlardan biri stimulyativ təsiri göstərərək əlamətlərin güclənməsini sürətləndirir, digərləri isə bu prosesi boğmağa çalışır. Əlamət və onun inkişafı, bərabər əks tərəflərin bir-birinə təsiri olan tendensiyadır. Əlamətlərə nəzarət edən irsiyyət faktorları yalnız additiv təsir etmir, həm də onlar bir-birinə mürəkkəb yol ilə təsir edə bilirlər və hər bir irsiyyət faktoru nəinki ilk aktivliyi ilə, həm də digər faktorla təsir effekti yarada bilirlər. Beləliklə, irsiyyət arası faktorların və əlamətlərin bir-birindən asıllığı genetik sistemin tam vəziyyətindən asılı olur. Əlamət, çoxlu müxtəlifliklərin bir-birinə təsirindən yaranan cəmləşmiş effektlik olub, nəzarət altında olan və idarə olunan sistemdir. Orqanizmin normal fenotipi, sinxronlaşmış və balanslaşmış məhsulların (fermentlərin) aktivliyi olub, onun biosintez prosesləri genlərin nəzarətində olur və genetik əhəmiyyətli elementləri sitoplazmada reallaşır. Bu zaman metabolitik proseslərin gedişini nəzarətdə saxlayan gen strukturları onları seçmə prosesində balanslaşdırır və orqanizmin fenotipinin yaranmasını təmin edir. Burada təcrübələrin nəticələri cinsi balans nəzəriyyəsi ilə çox düzgün əsaslandırılır. Lakin cinsiyyətlə yanaşı digər əlamətlərin də inkişaf prosesində genetik balans mexanizmindən asılı olduğu üzə çıxır. Bunu əyani olaraq xromosom zədələrindən əmələ gələn bitkilərin anormal inkişafında müşahidə etmək mümkün olur və bu inkişaf genomun müxtəlif sahələrinin artması və azalması ilə yaranır. Məsələn, bəzi hallarda hetroplodiya baş verdikdə trisomikləri, normal diploidlərdən, tri və tetraploidlərdən fərqləndirmək mümkün olur. İtirilmiş xromosomun əlavəsi və yaxud onların çatışmaması orqanizmin formalaşmasına çox böyük təsiri olur, nəinki xromosomun sistemə əlavə edilməsi. Fenotipin əyintilərinin xarakteri hansı xromosomun hüceyrə nüvəsinə əlavə olunmasından çox asılı olur. Bununla yanaşı xromosomun itirilmiş sahəsi ona əlavə olunarsa, orqanizmin normal inkişafı bərpa olunur. Orqanizmin inkişafında çox böyük disbalansın yaranması, disomiklərin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Bu o zaman baş verir ki, haploid sayı olan hüceyrəyə bir xromosom da əlavə olunur və bir xromosomun haploidə əlavə olunması onu nəinki diploidə yaxınlaşdırır, hətta disomiklərin anomallığını dəfələrlə artırır. Xromosomun artımı və itirilməsi sonda anormal inkişafın mənbəyinə çevrilir. Bu sahədə Bleksilin dərman bitkisi üzərində Qudspidin və Everin tütündə apardıqları təcrübələr xüsusi önəm daşıyır.

Təcrübələr zamanı hər 12 mümkün trisomikin hər birinin özünə məxsus çatışmazlıq keyfiyyəti orqanizmin inkişaf mərhələlərində üzə çıxır. Orqanizmin inkişafında əlamətlərin dəyişməsinin xarakteri və dərəcəsi, genetik dəyişmədən yaranan disbalansdan asılı olur. Bu cür disbalans çox böyük olmayan kəmiyyət dəyişmələrində tutmuş, ölümlə nəticələnən genetik disbalansa və xromosom çatışmazlığına qədər yarana bilir.

Xüsusən genetik disbalansın sonda hametlərin əmələ gəlməsinə təsiri nəticəsində, mayalandırma qabiliyyəti olmayan, genetik cəhətcə disbalansı olan, steril tozcuqları əmələ gətirir. İrsiyyət faktorlarının əks istiqamətli təsirləri, onun pleytorizmə əks təsiri ilə əlaqədardır. Müxtəlif irsi faktorların təsirində, əks istiqamətli eyni əlamətlərin orqanizmdə inkişafı, bizim subyektiv fikrimizə görə irsiyyətin xassəsindən və onların pleytropizmə təsirindən asılı olur. Hər bir irsi faktorun pleytropilliyin spektoruna təsirinə bütün orqanizmdə yaranan əlamət dəyişmələri məruz qala bilir. Göstərilən bir faktorun orqanizmdə stimuləedici (+effekt), digərlərinə isə tormozlanma təsiri yarada bilər (-effekt). Mutasiya nəticəsində hər bir yeni allellin müxtəlif əlamətlərə xarakterik təsirindən orqanizmin inkişafında mutantı yarada bilir. Məhz buna görə də yeni allellərin müxtəlif əlamətlərə genetik əhəmiyyətliləri statistik qanunlarla paylanılır: təqribən müsbət və mənfi effektli eyni gözlənilən orqanizmlərdə az əlamətli olanlarda daha çox olur, nəinki gücsüz və neytral olanlarda.

Bu zaman effektliliyi yaradan allellərin digər faktorlarla təsiri birgə hesaba alınır. Yeni allelərin əlamətlərə təsiri xarakterindən asılı olaraq (uyğunlaşma əhəmiyyətli) ya seçmə nəticəsində populyasiyada bu allellər elminasiyaya uğrayır, ya da sonrakı inkişaf üçün yeni genetik balans yaradaraq mutant xəttin optimal inkişafına və əlamətlərə uyğun aktivliyini davam etdirir. Beləliklə, nəzərə alsaq ki, çox faktorlu qrupdan asılı olan və onların ayrı-ayrı əlamətlərə təsirindən və inkişafından asılı olaraq, belə nəticəyə gəlmək olar ki, mutasiya dəyişkənlikləri nəticəsində, seçmədə ixtiyari populyasiya, müxtəlif istiqamətli təsirləri olan mutant allelləri qəbul edir və son nəticədə balanslaşmada üzə çıxan əlamətləri nəzarətdə saxlayır. Praktiki cəhətcə orqanizmin hər bir əlaməti irsi faktoların nəzarəti altında olur və xüsusi şəraitdə monofaktorial genlərin irsiyyətə keçməsi müşahidə olunur. Buradan nəticə çıxarmaq olur ki, genetik balans mexanizmi universal konsepsiya kimi inkişaf prosesində tətbiq oluna bilər.

Həqiqətdə isə istənilən idarə olunan prosesi balanslaşdırmamış birləşməsi mümkün deyildir (əks təsirlərsiz yəni stimulyasiyasız və tormozlanmasız). Müxtəlif faktorların əlamətlərə təsirinin bioloji sistemdə izahı balans ideyasına görə onlar bir-birindən asılı olmayaraq biologiyanın bütün sahələrində yaranır. Buna misal olaraq canlı orqanizmin endokrinin nizamlanmasını göstərmək olar (endokrin balansının yaranması). İnsanın və heyvanın daxili ifraz vəzinin bir-birinə təsirlərindən yaranan sinergizm hadisəsinin, stimuliyasiya və tormozlanma ilə sıx bağlılığı vardır və burada gen faktorunun bu proseslərdə iştirakı xüsusi önəm daşıyır. Hüceyrənin metabolik proseslərinin biokimyəvi istiqamətdə öyrənilməsi - xüsusən enzimlərin bu prosesləri nizamlaması (enzematik balans) bəzi məsələlərə aydınlıq gətirir. Aparılmış tədqiqatların nəticələrinə görə, hüceyrədə gedən çox pilləli biokimyəvi reaksiyalar, enzim sistemləri ilə nizamlanır və bu prosesi çoxsahəli enzimlərin işləmə prinsipi də adlandırmaq olar. Müxtəlif çoxsahəli enzim sistemlərinin bir-birinə təsir mexanizmi mövcuddur. Xüsusən bu sistemlərin əsas birləşdirici mexanizmi sistem daxilində bir-birlərinə təsirlərinin boğulmasıdır (tormozlanma). Hüceyrənin normal metabolizmin balanslaşmasına müxtəlif istiqamətli çoxsahəli enzimatik sistemin təsirindən enzimatik balans yaranır. Çoxsahəli enzimatik sistemlər hüceyrənin biokimyəvi səviyyədə çoxsaylı enzimatik sistemdaxili və onun biokimyəvi prosesləri, orqanizmin irsi faktorlar arası təsirlərdən asılı olur (enzimatik balans). Enzimatik balans, elə genetik balansın biokimyəvi dildə oxunuşudur. Bu cür oxşar mülahizəni endokrin balansına aid etmək olar və endokrin, nizamlamanın keyfiyyət ölçüsü olub, aralıq mexanizmlər ilə irsi informasiyanı valideynlərdən (yeni nəsil) qəbul edərək, makro əlamətləri yaratmaqla reallaşdırır və bu proses orqanizmin tam formalaşması mərhələsinə qədər davam edir. Beləliklə, genetik endokrin, enzimatik balanslar, müxtəlif pillələrin eyni prosesi olub, yəni hüceyrənin molekulyar strukturu ilə informasiyanı makroəlamət şəklində inkişaf etmiş orqanizmə ötürülməsidir.

Əgər əlamətlərin normal inkişafı genetik balans nəticəsində reallaşırsa (əks istiqamətli irsi faktorların təsirindən yaranan müəyyən tarazlıq) və onda onlardan birinin inkişaf istiqamətinin dəyişməsi, digər əks faktorun təsirinin güclənməsinə gətirib çıxarır. Bəzi hallarda bu cür birtərəfli təsirlərdən sonra əlamətlərin inkişaf dərəcəsinin dəyişməsi, orqanizmlərdə genetik balansın pozulmasına gətirib çıxarır. Hetrozis hadisəsinin yaranmasının izahını irsi faktorların təsiri ilə əlaqələndirilməsi və hibridlərdə çox gözə çarpan əlamətlərin görüntülərinin üzə çıxması (valideyndəki bu əlamətdən fərqli olaraq) qohum olmayan xəttlər arasında çarpazlaşmadan alınan hibridlərdə genetik balansın pozulması ilə əlaqədardır.

Yuxarıda qeyd olunan dəyişmə, balans sistemində, nisbətən çox da böyük olmayan genetik balansın kəskin dəyişməsi orqanizmin həyatiliyinin tədricən sönməsinə doğru gedir və nəticədə gen balansı pozulmuş steril formalar yaranır (uzaq hibridləşmədə alınan formalarda müşahidə olunur). Bəzi

hallarda genetik cəhətcə steril balans pozulmuş formalardan praktikada geniş tətbiq edilir (məsələn, vegetativ yolla artırılan bitkilərdə). Hetrozisin nəsildə genetik balansın dəyişməsi ilə qohum olmayan bitkilərarası çarpazlaşmadan yarandığını dedikdə bunu nəzərə almaq lazımdır ki, bəzi özü-özünü çarpazlaşma ilə tozlandıran növlərdə son nəticədə hər ikisində genetik tarazlıq yaranır. Birinci halda seçmə homoziqotlara təsir edir və çox ciddi genetik balans genom daxilində yaranır (haploid sayda xromosomu olan nəinki diploid orqanizm). Lakin bu növlərin sporları və hametləri genetik cəhətcə balanslaşmış hüceyrələrdir və onların özü-özünü tozlandırmasından genetik cəhətcə balanslaşdırılmış ziqot əmələ gəlir və onun da inkişafından həyatilik qabiliyyəti olan və nəsil verən qadın cinsli orqanizm formalaşır. Bundan fərqli olaraq çarpaz mayalanan növlər seçmənin təsirindən hetroziqotluğa məruz qalır və nəticədə çox ciddi genetik tarazlıq heç də haploid dəst xromosomu olan hametlər növdə yaranmır (bu növün uyğunlaşmasına çox da lazım olmayan) və bu sistem populyasiya daxilində çox böyük əhəmiyyət kəsb edir. Bu sistem genotipin populyasiyada nisbi tarazlığı olub, genetik balanslaşdırılmadan yaranan hetroziqotların populyasiya daxilində istehsalıdır və onlar yalnız çarpazlaşmada yarana bilir. İnbridinqdə bu tipli hetroziqotlar az-çox dərəcədə həyatiliyi aşağı olan formaları verirlər. Tiparası iki genetik tarazlığın olmasını ilk dəfə Mazer qeyd etmişdir: a) öz-özünü tozlandıran növlərin daxili genetik tarazlığı; b) nisbi genetik tarazlığın çarpaz mayalanan növlərə xarakterik keyfiyyətin olması;

Lakin onu da qeyd etmək lazımdır ki, genetik tarazılıq balansına görə öz-özünü tozlandıranlarla, çarpazlaşdıranlar arasında fərq nisbi xarakter daşıyır. Birincisi, iki qrup bitkinin tozlanma metodunun müxtəlifliyinin nisbiliyi: qaydalara görə, özü-özünü tozlandırma çox da ciddi nəzarətdə olmur, ona görə ki, açıq sistemdə onlar az faizi olsa da çarpazlaşma ilə mayalanır və çarpazlaşmada iştirak edən bitkilərin tozcuqları da bu prosesdə iştirak edir. İkincisi, haploidlər inkişaf mərhələsində çarpazlaşma ilə tozlandırılan bitkilərdə spor və hametlərin formalaşması daxili genetik tarazlıq və seçmə ilə sıx əlaqəli olur.

Genetik balansın kəskin pozulması hametlərin həyatiliyinin enməsinə, yaxud məhv olmasına və ən yaxşı halda selektiv mayalanmanın kəskin aşağı düşməsinə gətirib çıxarır. Bu məsələyə düzgün qərar versək onda müxtəlif növə aid edilən iki tip genetik tarazlıq inkişafda müxtəlif dərəcədə özünü biruzə verir və daxili genetik tarazlıqdan nisbi genetik tarazlığa keçid vəziyyəti yaranır. Bütün bunları nəzərə alaraq iki tip genetik tarazlığa aid bizim fikrimizə görə bir düzəlişin edilməsi hetrozis hadisəsi ilə genetik balansın dəyişməsi qohum olmayan xəttlər arasında çarpazlaşmanın mümkünlüyünü təsdiq edir və onların arasında sıx əlaqənin əsas göstəricisidir. Göründüyü kimi burada əsasən nisbi tarazlığın dəyişməsindən danışmaq daha düzgün nəticəni alınmasına gətirib çıxarır. Hetrozis hadisəsinin genetik balans konsepsiya müstəvisindən baxdıqda onun ayrı-ayrı növlərin izolə edilmiş sistemlərdə irsi faktorların bir-birinə təsiri hetrozisin izolə edilmiş formada müxtəlif genetik balansla yaranmasının öyrənilməsidir. Hetrozisin yaranmasının ən sadə modeli sözsüz ki, monofaktorial hetrozisdir və o bir lokusdakı allellərin bir-birinə təsirindən yaranır. Bu modelə diqqəti artırdıqda şüurlu bəzi abstrakt elementləri qəbul etsək, onda bu model bir tip irsiyyət faktorunun allellər arası təsirlərlə mümkün olan tiplərini digər komplekslə hetrozis effektliyinin yaranmasının təmiz şəkildə öyrənilməsidir, yəni abstrakt model hetrozis mexanizminin tam açılmasını qarşısına məqsəd qoyur. Bu cür nəzəri modellə hetrozisin öyrənilməsi zamanı alınan nəticə asanlıqla yoxlanıla bilər. Əgər təcrübədə hibrid bilavasitə iştirak edirsə və həqiqətdə hetroziqot yalnız bir lokusdadırsa onda mutant inbred xəttin arasında çarpazlaşmada verilən xəttdə yalnız bir mutant lokusu iştirak edə bilir. Hibridlərin inkişafda davranışları öyrənilməsi zamanı (hetroziqotluğa görə çoxlu miqdarda allel cütlükləri), ayrı-ayrı allel cütlükləri arasında təsirlərin kəmiyyət ölçüləri təqribi təyin edilir və bu zaman səhv indeksi çox böyük ola bilər. Ayrı-ayrı allel tiplər arası faktorların təsirindən mənfi istiqamətli ressesivlərin boğulmasına gətirib çıxarır: a) dominantlıq o zaman üstünlüyünü qoruyub saxlayır ki, allel cütlərinin zərərli effekti olmur; b) dominantdan üstünlük o zaman yaranır ki, allellər hetroziqotdurlar və onlardan ən yaxşı nəticə alınır, nəinki ona paralel olan homoziqotlardan.

Sonuncu iki variantda – birincisi, hetroziqotlarda allel cütlüklərinin bir-birinə təsirindən yaranan dominantdanda üstünlüyü yaratması onların homoziqot vəziyyətindəki bu allellərin heç birinin zərərli effekt yaratmaması, ikincisi, isə dominantlıqdan üstünlük zamanı homoziqot vəziyyətindəki allellərdən birinin təsirindən zərərli effektin üzə çıxmasıdır.

Yuxarıda göstərildiyindən ən çox praktiki maraq doğuran allellər arası bir-birinə təsirdən dominantdanda üstün effekti yaratmasıdır, (xüsusən homoziqotdakı allellərin heç biri zərərli olmadıqda). Biz yuxarıda qeyd etmişik ki, çox allelilər seriyasında aralarında inkişafda elə allel cütlüyü də üzə çıxır və onların təsirlərinə görə antimorf xüsusiyyəti olur. Antimorflar təcrübələr zamanı həqiqətən hetroziqotlarda xüsusi tipli fenotipləri əmələ gətirirlər və onların homoziqotlardakı allellərin təsirindən bu effektli gözləmək olmaz. Təcrübələr nəticəsində təsdiq olunmuşdur ki, monfaktorial hetrozisdə o zaman ki, hibridlər yalnız bir allel cütlüyünə görə hetroziqot olurlar, onda hetrozisin üzəçıxma dərəcəsi

hetroziqotdakı allel cütlüklərinin ölçüləri qədər olur. Bu o zaman mümkün olur ki, homoziqotdakı allel cütlüklərinin heç biri zərərli effekt yarada bilmir. Faktlar onu göstərir ki, hetrozis heç də çoxlu miqdarda allel cütlüklərinin toplumundan yaranmır və hetrozis yalnız bir hetroziqot lokusunun komplimentar təsiri nəticəsində də yarana bilir. Hetrozisin çox mürəkkəb genetik modeli müxtəlif səbəblərdən ən real halda allel olmayanların iki tərəfli təsirindən, yəni iki və daha çox, daha mürəkkəb müxtəlif lokus tiplərinin additiv effektliyindən yarana bilir və şox sadə tək-tək lokusların cəminin yaratdığından fərqlənir. Bizə belə gəlir ki, müxtəlif lokusların əlamətlərə additiv təsiri ilə epistazın yaratdığı effekt çox ciddi və mütləq ola bilməz və burada müxtəlif allellərarası ikitərəfli təsirlər danılmazdır. Genotip sistemində yalnız bir genə görə, digər vasitələr də modifikator ola bilər, lakin epistatik effektivlik dərəcəsi, müxtəlif allel cütlüklərinin təsirindən yarandıqda, onlar müşahidədə o qədər az əhəmiyyətli olurlar ki, bizi daha çox cəlb edən əlamətlərin üzə çıxması zamanı, onları görməmək də olar. Bu cür qiymətləndirmə çox nadir hallarda lokusların və genlərin sərbəst additiv təsirlər, zamanı mümkün olur. Belə düşünmək olar ki, mürəkkəb əlamətlərin inkişafına nə qədər irsiyyət faktorunun təsiri böyük olarsa, o qədər də additiv effektlikdə səhvlərin miqdarı az olar. Bu zaman allel və qeyri-allellərin ayrı-ayrı lokuslarının iki tərəfli təsirləri additiv sxemdən çıxa bilir, lakin bu əyinti o qədər zəif olur ki, onu nəzərə almamaq mümkün olur.

Müşahidədə bu əyintilərin miqdarı çox az olur və bunun da əsas səbəbi lokusların daha çox əlamətləri nəzarətdə saxlamasıdır (birgə təsir). Mutant allellərin üzə çıxması və fərdi nəzərə çarpacaq dərəcədə təsiri, sonda bu tarazlığın pozulmasına gətirib çıxarır. Hal-hazırda müsbət istiqamətli dominantlıqda bir sıra faktor cütlüklərinin selektiv əlamətlərə təsirinə dair tutarlı metodlar hazırlanmamışdır. Allel və qeyri-allellərin bir-birinə təsir mexanizminin açılması hetrozisliyin yaranmasında açar rolunu hibridlərdə oynaya bilər (müxtəlif dərəcəli hibridlərdə). İrsiyyət faktorlarının bir-birinə təsirindən yaranan hetroziqot effektliyini qarğıdalının xəttlərarası çarpazlaşmadan F_1 əldə edilən hibridlərdən görmək olur: birincisi, ikiqat hibridlərdə üzə çıxan hetrozislik sadə hibridlərdə üzə çıxan hetrozisdən aşağı olmaması (ilk hibridləşmədə iştirak edən valideyin formalar), ikincisi sadə hibridlərdən fərqli olaraq ikiqat hibridlərin genetik cəhətcə müxtəlif cinsli populyasiyalarının müxtəlif genotiplərinin olması. Bu genotiplərin irsi faktorlarının müxtəlif rekombinasiyası, valideyn xəttlərindən alınır. Bununla yanaşı praktiki cəhətcə hetrozisin yaranmasını sırf epistaz ilə bağlamaq düzgün olmazdı. Ən mümkün halda dominantdan da üstün faktorun allel cütlüyünün müxtəlif lokus və blokların additiv effektliyini yaratması və ilişikli allellərin müsbət istiqamətli mürəkkəb komponentli əlamətlərə təsirindən hetrozis effektliyinin yüksəlməsi əsas amillərdən biri olaraq qalır. Buradan da göründüyü kimi, seleksiya müddətində bu hibridləri valideyn xəttlərinin müxtəlif mənbələrdən olan, müxtəlif tərkibli materiallarından seçilməlidir ki, fərqli allel cütlüklərinə şans yaransın ki, dominantlıqdan da üstünlük üzə çıxsın və bu prosesdə xəttin seçilməsinə diqqət artırılsın (xüsusən bir-birinə komplimentar olanlar) və lokusa görə genetik müxtəlifliyin məhsuldarlığı, valideyndən yüksək əlamətləri sürətlə inkişaf etsin. Burada qeyd olunan genetik balansa uyğun hetrozis nəhəngliyinin (ölçüsünün) effektliyində üçün nüvə və sitoplazmanın ölçülərinin effekliyinin yaranmasında müsbət rolu olur (resiprok çarpazlaşmadan alınan müxtəlif hibridlərdə hetrozis gücünün yaranması).

Bu prosesdə iştirak edən genlərin aktivləşməsində mühitin rolu böyük əhəmiyyət kəsb edir. Bitkinin hetrozis effektivliyi dedikdə, ilk öncə onun ölçüləri və məhsuldarlığı bizi daha çox maraqlandırır. Lakin bu əlamətlər metobolik proseslərin son məhsuludur. Lakin inkişafın və məhsuldarlığın yüksək effektivliyi xaric mühitin təsirindən çox hallarda asılı olur.

Hetrozis effektliyi zamanı hər hansı hibrid bir mühitdə bir cür əlamətlərin effektivliyi üzə çıxır, digər mühitdə bu əlamətlərin effektivliyi başqa cür ola bilir. Bu zaman hetrozis effektliyinin fərq dərəcəsi hibridlərdə müxtəlif olmaqla yanaşı həm hetroziqotluğuna, həm də allellərarası təsirinə görə, bir sıradakı seçimdə daha yüksək hetrozis effektliyi olan hibridlər ön plana çəkilir. Xüsusən hetrozis effektliyinin ölçüləri o zaman böyük olur ki, bu prosesdə bir neçə hetroziqotun lokusları birgə fəaliyyət göstərsin (homostat hadisə), az effektli olanlar isə bir və yaxud iki hetroziqot lokusunun fəaliyyətindən yararlana bilsinlər. Burada onu da qeyd etməliyik ki, genetik balans nəzəriyyəsində hetrozis effektliyi ümumi məlumata əsaslanır və konkret hetrozisliyin yaranmasının səbəblərini araşdırmır. Bu balansın müxtəlif ölçüdə effektliyi olan hetrozis əmələ gələn hibridlərdə, müxtəlif təsvir prizmasından üzə çıxan əlamətin dərəcəsindən asılı olur. İxtiyari əlamətin valideyn xətdə ölçüsü seçmədə müəyyən tarazlığa malik olub və irsi faktorun müxtəlif təsirindən, müxtəlif hetrozis effektli hibridlərin inkişafıdır. İrsiyyət faktoruna görə, fərqli əlamətləri olan valideynlər arasında aparılan çarpazlaşmadan alınan hibrid nəsillərində əlamətləri çox və az dərəcədə inkişaf edən hibrid nəsilləri yaranır (pozitiv və neqativ hetrozis).

Hetrozislik effektliyinin öyrənilməsi zamanı kombinasiya qabiliyyəti anlayışı meydana çıxır. Xəttin valideyn kimi çarpazlaşmada sonrakı nəsildə alınan müəyyən hibrid kombinasiyalarının məhsul-

darlığının və həyatilik qabiliyyətinin az və çox dərəcədə olmasının tədqiqi ön planda durur. Bu tədqiqat işlərinin aparılması zamanı hetrozis seleksiyasına dair fundamental nəzəriyyənin və metodikanın hazırlanması seleksiyada çarpazlaşmaya seçilmiş formaların kombinasiya metodu hetrozis effektliyinin çox sahəli müstəvidə öyrənilməsinin bir hissəsidir. İndiki halda hetrozis effektliyinin öyrənilməsindən belə nəticə çıxır ki, çarpazlaşmadan alınan hibrid nəsillərində məhsuldarlığın yüksəkliyinin seleksiyada tədbiqi, təmiz sort və cinslərin alınmasına sərf olunan zaman müddətində tədqiqatlarda daha çox geniş metodik işlər aparıla bilər. Seleksiyada sortların, xəttlərin və cinslərin alınmasında yüksək kombinativ qabiliyyətli olanlar arasında (qohum olmayan) çarpazlaşmada iştirak edən qruplara qoyulan bir sıra tələblərin yerinə yetirilməsinə imkan yaranır və bu zaman yüksək kombinasiya qabiliyyətli formaların seçilməsində çətinliklər meydana çıxır. Seleksiyaçıların cəhdlərinə baxmayaraq, hibrdilərin alınması üçün seçilən valideyn formaların istifadə olunma kriteriyası yox dərəcəsindədir. Hal-hazırda, yalnız bir ümidverici yol vardır ki, o da hibridlərin alınmasına cəlb olunan kombinasiya qabiliyyəti olan xəttlərdir. Seleksiyaya cəlb olunan materiala çox vaxt, vəsait sərf olunur və buna görə də valideyn formaların seçilməsində xəttin rasionallığı nəzərə alınır. Eyni valideyn formaların çarpazlaşmasından və sınaqdan keçirilən formalarda hetrozis effektliyinin variasiyaları yaranır. Ona görə də onların kombinasiyalarının qiymətləndirilməsi iki məlum yol ilə aparılır: a) bütün hibridlərdə müşahidə edilən hetrozisin bütün kombinasiyalarının orta ölçüsü; b) bu ölçülərdən (konkret kombinasiyalardan) yaranan əyintilər;

Göstərilənlərdə müəyyən anlayış yaratmaq üçün ümumi və spesifik kombinasiya qabiliyyətlilər arasında uyğun analizator (tester) sistemi ilə çarpazlaşma aparılır. Bu zaman ümumi və spesifik kombinasiya qabiliyyətli olanların tələbata uyğun qiymətləndirilməsi müxtəlif olur. Əgər hibridin ümumi kombinasiya qabiliyyəti təyin olunarsa, onda ən yaxşı halda geniş genetik əsaslarla analizatorun tətbiqi mümkün olur və bu zaman çarpaz tozlanan bitkilər arasında sərbəst tozlanan sortlardan istifadə olunur (xüsusən qarğıdalı bitkisində ikiqat hibriddən yaxud sadə hibridlərdən istifadə olunur). O analizatorlardan yaxşı nəticə alınır ki, sınağa cəlb olunan formaların testə maksimal informasiyası olsun.

Analizatorların heç biri bu tələbata tam cavab vermir, yəni sınaq üçün seçilən material çarpazlaşmadan öncə dəqiqliklə təcrübəyə yararlı olub-olmamasını (digər forma ilə çarpazlaşmada) təyin etmək çətin olur. Lakin analizator seçilərkən bu ideala yaxınlaşmaqla daha düzgün nəticələrin alınmasına gətirib çıxarır. Ümumi kombinasiya qabiliyyətli bitkilərə seleksiyada xüsusi maraq, sintetik və hetrozis hibridlərinin populyasiyalarının toxumlarından nəinki birinci, həmçinin ikinci və üçüncü nəsillərdə də istifadə edilir. Sintetik hibridlərdən o cümlədən bir sıra kol və ot bitkilərində hetrozis effektliyinin alınmasında əvəzolunmaz metod olaraq qalır. Bunun da əsas səbəbi nəzarətdə olan çarpazlaşmada hibrid toxumların çətinliklə alınmasıdır. Analizatorların seçilməsindən və sınağa cəlb olunan xəttin yoxlanılmasından sonra xəttdən yeni hibridin alınmasının mümkünlüyü sübuta yetirilmişdir. Birinci halda spesifik kombinasiya qabiliyyətinin olması və bu zaman ən yararlı analizatorun valideynin ikiqat hibridindən alınan sadə hibridlərindən, yaxud onun özünü tozlandıran xəttindən istifadə edilir. O haldakı yeni hibrid kombinasiyasını yaratmaq tələb olunur, onda analizatorların təcrübədə seçilməsi çətinləşir. Ona görə də xəttin seçilməsində ümuminin orta kəmiyyət ölçüsündən istifadə olunur.

Bir sıra kombinasiya qabiliyyətli selektiv materialın müəyyən sistem yolu ilə çarpazlaşmasını analizatorlar vasitəsi ilə qiymətləndirilməsi önəm daşıyır. Bu məqsədlə müxtəlif sistemli çarpazlaşmaya cəlb olunan fərdlərin kombinasiya qabiliyyətinin yoxlanılmasında müxtəlif metodlardan istifadə olunur və bunlar aşağıdakılardır: a) Diallel çarpazlaşma; b) Topkros; c) Polikros; d) Sərbəst tozlanma;

Yoxlanılan xətdən diallel çarpazlaşma metodundan istifadə edilməsi və yaxud öz aralarında çarpazlaşmadan n(n-1) qədər kombinasiya yarana bilir. Çoxsaylı hibrid kombinasiyalarının miqdarı o qədər çox olur ki, onların hamısını sınaqdan keçirmək praktiki cəhətcə qeyri-mümkün olur. Məhz buna görə də diallel çarpazlaşmadan seleksiyanın sonrakı mərhələlərində istifadə olunması məqsədəuyğun sayıla bilər və sayı çox da böyük olmayan materialın spesifik kombinasiya qabiliyyətinin qiymətləndirilməsi mümkün olar. Hibrid kombinasiyalarının sayının azaltmaq və valideyn formaların ümumi əlamətlərinin kombinasiya qabiliyyətini qiymətləndirmək üçün diallel çarpazlaşma əvəzinə (bir-birləri aralarında çarpazlaşan formaların sınaqdan keçirilməsi) ümumi analizatorlarla çarpazlaşma aparılır. Ümumi kombinasiya qabiliyyətinin selektiv materialın qiymətləndirilməsi önəm daşıyır (topkros). Topkros tam qənaətləndirici metod olub, analizatorların seçilməsindən düzgün istiqamətləndirici rol oynayır. Bəzi hallarda, xüsusən sintetik hibridlərin alınması zamanı valideyn formaların ümumi kombinasiya qabiliyyətinin seleksiya işlərində qiymətləndirilməsi zamanı topkros əvəzedilməz metod olaraq qalır. Bu sahədə polikros ona görə xüsusi əhəmiyyət kəsb edir ki, kənar tozcuqlarla sərbəst tozlanan formaların digər əkində dəstləri ilə istixanada qiymətləndirilməsi metodu ilə həyata keçirilir. Bunun üçün istixanada bu formaların tozcuq qarışığı ilə tozlandırılmasından öncə onlar müəyyən edilmiş sıra ilə çox böyük tək-

rarlarla tozlandırılır. Ayrı-ayrı polikrosların məhsuldarlığının ümumi kombinasiya qabiliyyətinin uyğun formaya görə hesabladıqda dəqiq ədədi nəticə almaq mümkün olur. Bununla yanaşı çiçəkləmə zamanı sınaqdan keçən formaların ölçülərinin tədricən bərabərləşməsi xüsusi əhəmiyyət kəsb edir. Ümumi kombinasiya qabiliyyətinin qiymətləndirilməsinin sonrakı addımı sərbəst tozlanmadır. Polikrosdan fərqli olaraq bu metodun üstünlüyü ondan ibarətdir ki, kənar tozlanmadan alınan toxum üçün xüsusi səpinə ehtiyac duyulmur (seleksiya materialının ümumi kombinasiya qabiliyyətli olmasının sınaqdan keçirilməsi zamanı). Bu cür kənar tozcuqların mayalandırılmasından alınan toxumlar kolleksiya olan pitomnikdən götürülə bilər, bu şərtlə ki, hər bir sıradakı bitki, digər sıradakı bitkinin biri ilə tozlansın. Təcrübələrin düzgün aparılması zamanı bu metodla analiz edilən formaların ümumi kombinasiya qabiliyyətinin qiymətləndirilməsinə görə topkrossdan geri qalmır.

Ümumi və spesifik kombinasiya qrupları digər irsi xassəyə malik olan orqanizmlər kimi, rekombinasiyalar nəticəsində irsi faktorları və seçmənin keyfiyyətini yaxşılaşdıra bilir. Bu yol ilə yüksək kombinasiyalı yeni genotipləri almaq mümkün olur. Ardıcıl seçmə yolu ilə kombinasiya qabiliyyəti yüksək olan formalarda müsbət istiqamətli irsi faktorların konsentrasiyasını yüksəltməklə və bu formaları artırmaqla hetrozis effektliyini yüksəltmək olar. Hibridləşmə və seçmə o yoldur ki, müsbət istiqamətli irsiyyət faktorunun bu metodla populyasiyaları artır.

Bu metodların effektliyi nəticəsində alınan genotiplər kombinasiya qabiliyyətinə görə bir-birindən fərqlənirlər. Bunu inbridinq metodundan istifadə etməklə asanlıqla həllini tapmaq mümkündür. İnbridiqin tədbiqindən alınan məhsuldar formaların miqdarı sortlararası xəttlərin çarpazlaşmasından alınan formalardan dəfələrlə çoxdur.

Bir sıra təsərrüfat əhəmiyyətli bitkilərin - məhsuldarlığının yüksək olmasının çox mürəkkəb genetik əsasları vardır. Bu əlamətlərə çox sayda (yəni bir-birinə bərabər təsir edənlər) effektinə görə müxtəlif istiqamətli olanlara irsiyyət faktorunun təsiridir. Çoxlu miqdarda irsiyyət faktorlarının cütlüklərə genetik cəhətcə çox mürəkkəb inkişafda məhsularlığa təsirindən, çarpazlaşma və mayalanmadan alınan müxtəlif rekombinant cütlüklər arasında bu əlamətə görə homoziqot cütlüyün üzə çıxması az inandırıcı görünür. Tədqiqatçıların aldıqları nəticələrə görə, qarğıdalının yüksək məhsuldarlığı yalnız qeyd olunan cütlük faktorundan asılı olarsa, onda 20 dominant allelə görə homoziqotun yaranması üçün 30 ml hek. qarğıdalı əkmək zərurəti yaranır.

Qarğıdalı ilə işləyən tədqiqatçılar populyasiyanın ölçüləri nəzərə alınmaqla praktiki cəhətcə bütün populyasiyaların məhsuldarlığı (orta hesabla) 2-3 standart vahiddən yuxarı olmur. Burada təcili elə metod hazırlanmalıdır ki, az miqdarda bitki götürməklə, aralarında çarpazlaşmanı illərlə aparmaqla, onların əlamətlərinə cavabdeh olan müsbət istiqamətli gen faktorunun konsentrasiyasını artırmaqla mümkün olur və bunun üçün hər il periodik seçmə tələb olunur. Seleksiyada periodik seçmədə növbəli inbridinq ilə çarpazlaşmanın və seçmənin aralıq müddətində aparılmasıdır. Seçmənin aparılması zamanı təsərrüfat əhəmiyyətli əlamətləri olanlardan, ümumi kombinasiya qabiliyyətliləri seçilir. Əlamətin seçilməsindən asılı olaraq, əsasən dörd periodik seçmədə müxtəlif istiamət seçilir. Buraya sadə seçmə, ümumi kombinativ qabiliyyətinə görə seçmə, spesifik kombinasiya qabiliyyətinə görə və resiproka görə seçmə nəzərdə daxildir. O da məlumdur ki, özü-özünü tozlandıranlarda nisbətən dəyişkənlik tez fiksə edilir və sonrakı seçmədə hər hansı müsbət effektin alınması qeyri-mümkün olur.

Ümumi götürdükdə seçmə və rekombinasiya, kütləvi tozlanma zamanı daha effektli olar. Sadə periodik seçmədə hər iki metod yağın, amin turşusunun, xüsusən triptofanın və lizinin faizinin yüksəlməsində istifadə edilir. Buraya bitkinin xəstəliklərə dözümlülüyü də daxildir, ona görə ki, alınan müsbət effekt nəticəsində bitkinin dənləri xəstəliyə məruz qalmır. Özü-özünü tozlandıran qarğıdalının (əlamətlər tam üzə çıxanları) seçmədən alınan toxumları növbəli sıra ilə əkilir (qohum olmayan bitkilər arasında) və çarpazlaşmada mümkün olan bir sıra rekombinantlarını (hibridlər) almaq mümkün olur. Bu cür effektli seçməyə bəzi hallarda genləri ilişikli qalanları konservativ mənfi təsir göstərir və əlamətlərin tam rekombinosiyalı üzə çıxmasına məhdudiyyət qoyulur. Bu o zaman baş verir ki, müsbət istiqamətli faktorlarla bu əlamətlərin üzə çıxmasına mənfi təsir göstərənlər bir yerdə qalırlar.

Burada seleksiyaya cəlb olunan materialın ümumi rekombinasiya qabliyyətli olmasının qiymətləndirilməsi ön plana çəkilir. Nəzəri cəhətcə hetrozisin yaranması ilişikli dominant faktor fərziyyəsinə və additiv effektliyə əsaslanır. Ümumi kombinasiya qabiliyyətinin qiymətləndirirlməsində dözümlü hetrozis effekti verən populyasiyalardan çarpazlaşmalarda istifadə edilir.

Bu ideyada hetrozisin yaranmasından fərqli allel cütlüklərinin bir-birinə təsirindən yaranan və dominantlıqdan da üstün gücün effektliyidir. Bu cür selektiv materialın effektivlik kriteriyası spesifik kombinasiya qabiliyyətliliyinin qiymətləndirilməsidir. Bu təcrübələrin aparılmasında geniş yayılmış sortlardan, sortarası və yaxud xəttlərarası hibridlərdən tester kimi istifadə edilir. Bu təcrübələrin aparılmasının başlanğıc mərhələsində aşağı kombinasiya qabiliyyətli fərdlərin eliminasiyası ilə başlayır və inbridinq

zamanı onları çıxdaş etmək çətin olur. Birinci ildə özü-özünü tozlandıran təqribən 100 populyasiya hibrid bitkisini ona qohum olmayan populyasiya ilə (tester) çarpazlaşdırılır. Bu halda özü-özünü tozlandıran iki qohum xətt tester rolunu oynaya bilər, yaxud F_1-dəki hibrid (qohum olanlar arasındakı çarpazlaşmadan) ola bilər. Tester xətti ya yüksək kombinasiya qabiliyyətli, ya da yaxşı tozlayıcı xüsusiyyətinə malik olmalıdır. Bu zaman seçmək üçün əvəz olunmayan kriteriya seçilən testerin xəstəliyə davamlı olub-olmamasıdır.

İkinci ildə isə topkrosun sınaqdan keçirilməsidir. Üçüncü ildə özü-özünü tozlandıran o bitkilərin toxumları səpilir ki, onlar topkrossda sınaqdan keçmiş olurlar və bütün kombinasiyalarda çarpazlaşma aparılır və alınan hibrid qarışıqları ikinci dövriyyədə istifadə olunur (kombinasiya qabiliyyətini üzə çıxarmaq üçün istifadə olunan tester). 100 bitkidən 4-cü dövriyyədəki 10 seçilmiş bitki, 10000 bitkini təcrübədə əvəz edə bilir. Resiprok periodik seçmənin maksimal, ümumi və spesifik kombinativ qabiliyyət dərəcəsində aparılması nəzərdə tutulur. Bu metodda bir tərəfdən məhsuldarlığa nəzarət edən dominant genlərin sayının artmasını nəzərdə tutur, digər tərəfdən genlərin hetroziqot halında müsbət istiqamətli əlamətləri daha aydın üzə çıxır və bu əlamətlər hər iki populyasiyada elə paylanır ki, onlardan biri dominant, digəri isə verilən lokusa görə ressesiv allomorf xüsusiyyətini daşıyır. Sonra bu populyasiyaları çarpazlaşdırdıqda genləri paylanan hibridlərdə ən yüksək məhsul əldə edilir. Bu metodun istifadəsində adətən iki genetik cəhətcə fərqlənən material-təmiz seleksiya hibridləri, sintetik sortlar və iki sadə hibrid qrupları götürülür.

Əgər verilən iki materialın mənbələrindən birini A, digərini isə B hərfi ilə qeyd etsək, onda onların arasında resiprok periodik seçmədən aşağıdakıları almaq olar. Seleksiyaya cəlb olunan və A mənbəyindən alınan materialın kombinasiya qabiliyyəti, B testerində sınaqdan keçirilir, B materialının özü isə tərsinə, A testerində kombinasiya qabiliyyəti yoxlanılır. Beləliklə, çarpazlaşma resiprok baş verir (periodik seçmə ilə birlikdə aparılır). Qrup daxili dəyişkənliyi qorumaq üçün daima hər iki mənbənin genetik müxtəlifliyi saxlanılır və yaxın qohum qruplararası fərdlərin çoxalması məhdudlaşdırılır və seçilmək üçün götürülən bitkilərin sayı kifayət qədər çoxaldılır. Bu planlı yol ilə alınan bitkiləri hər nəsildə öz-özünü tozlandırmasından ikiqat hibrid birliyi bu sxemlə yarana bilir $(A_1xA_2)x(B_1xB_2)$. Lakin bu metodla hetrozis effektliyinin bir sıra bitkilərdə yaranması haqqında fikir söyləmək qeyri-mümkündür.

Kumlyativ seleksiya (RİÇİ metodu) məhsuldarlığın yaxşılaşdırmasını dominantlıq fərziyyəsinə görə əsaslandırmasıdır. Bunun üçün müsbət istiqamətli genlərin toplanması (kumlyasiya) üçün ümumi kombinasiya qabiliyyətli ən yaxşı xəttlərarası çarpazlaşmadan alınan hibridlər arasında seçmənin aparılması zərurəti yaranır.

İlk mərhələdə seleksiyaya cəlb olunan xəttlər ilə tester arasında çarpazlaşma aparılır (ümumi kombinasiya qabiliyyətinə görə). İkinci mərhələdə isə alınan hibridlərin özü-özünü tozlandırmasından alınan güclü hibridlər arasından məhsuldar formaların seçilməsidir.

Bu zaman özü-özünü tozlandıran (qarğıdalı) formaların seçilməsi onun istifadəsinə əsaslanır. Burada əsas məqsəd spesifik kombinasiya qabiliyyətli xəttlərin yaxşılaşdırılmasıdır. Nəzəri cəhətcə bu metod da dominantlıqdan da güclü fərziyyəyə əsaslanır və onun işləməsi üçün ən yaxşı müsbət istiqamətli hametlərin seçilməsidir. Bu metodun üstünlüyü ondan ibarətdir ki, keyfiyyətli hametlərin rast gəlmə tezliyi ziqotların rast gəlmə tezliyindən (keyfiyyətinə görə) çox olur. Onların tezlik nisbətləri $x:\sqrt{x}$-dır. Bu metodun əsas məğzi seçilən özü-özünü tozlandıran xəttin rekombinasiya yönümlü olması (təsadüfi sortun hametinin seçilməsinə görə) və keyfiyyətli məhsuldarlığına görə, xətt ilə sort arasında çarpazlaşmanın aparılmasıdır (hibrid ilə də). Bu cür çarpazlaşmada əsas şərt F_1-dəki hibridlər, əvvəlkilərdən elə əlamətlər ilə fərqlənməlidirlər ki, seçilən hametlər vasitəsilə onlar üzə çıxsın.

F_1-dəki ayrı-ayrı bitkilər bu cür çarpazlaşmadan aralarında inbridinq xəttin və valideynin hametlərinə bənzərlərindən yarananlara tez-tez təsadüf edilir. Onları özü-özünü tozlandıraraq tester sınağından keçirməklə yüksək məhsuldarlığa malik olanları seçmək mümkün olur. Bu cür yoxlama tester ilə paralel götürülən xəttlə də çarpazlaşma aparılır. Hər iki tipin hibridləri – ilkin xətt x (hamet x tester) və ilkin xətt x tester kimi sınağı aparılır. Hametlərdən mənbə olaraq çox hallarda sintetik sadəlilərdən və ikiqat hibridlərdən istifadə olunur. Hametlərin seçmə metodu ikiqat hibridlərin yaxşılaşdırılmasında geniş istifadə olunur. Bu xəttlər aşağı kombinasiya qabiliyyətlilər ilə yaxşılaşdırılır. Əgər ikiqqat hibriddə (AxB)x(CxD) xəttdə B aşağı kombinasiya qabiliyyətlidirsə, onda onu sortla çarpazlaşdırmaq mümkün olur və alınan hibridlər testerlə çarpazlaşdırılır (bunun üçün valideynin sadə hibridləri götürülür (CxD)). Məhsuldarlığın yüksəlməsi çarpazlaşmada iştirak edən (sortxB)x(CxD), üçqat hibrid olan Bx(CxD) yüksək olması sortdan seçilən hametlərlə əlaqədardır. Hametlərin seçilməsi metodu ilə öz-özünü tozlandıran fərdlərin spesifik kombinasiya qabiliyyətliliyini yüksəltmək mümkün olur.

Məsələn, Lonqvist və Makqill hametlərin seçmə metodu ilə 2-3 xəttli hibridlər olan K_4 və Nebrasko 50 ata valideynlərin kombinasiya qabiliyyətinin yaxşılaşdırılmasında istifadə etmişlər. Onlar xəttin

tozlayıcıları ilə (hametin) sortlarla çarpazlaşdırmasından yeni kombinasiya qabiliyyəti yüksək olan hametlər əldə etmişlər və onlardan çarpzalaşmada istifadə etməklə məhsuldarlığına görə yüksək nəticələr əldə etmişlər.

Seleksianın müxtəlif istiqamətli metodları ilə hibridlərin kombinasiya qabiliyyətinə görə tutuşdurmaqla onlardan hansının effektli olmasını aydınlaşdırmağın qeyri-mümkün olmasının əsas səbəblərindən biri, kifayət qədər eksperiment göstəricilərinin olmamasıdır. Məlumatların çoxu isə yalnız birinci mərhələdə aparılan seçməyə aiddir və son təcrübənin müxtəlif proqramdakı göstəriciləri yox dərəcəsindədir. Sözsüz ki, seleksiyanın ən effektli proqramı periodik seçmədə spesifik kombinasiyanın müəyyənləşdirməsində resiprok periodik seçmə metodudur. Xəttlərarası seleksiya proqramının icra olunması zamanı sortlararası əlavə hibridlərin ayrılması önəm daşıyır. Bu cür proqramı bizim subyektiv fikrimizə görə, sortlararası hibridləri proqramlaşdırılmış resiprok seleksiya adlandırmaq olar.

İlk növbədə sortlararası çarpazlaşma ona görə aparılır ki, orta kombinasiya qabiliyyəti qiymətləndirilsin və onların arasından ən yaxşı valideyn formalar (AxB) seçilsin, sonra isə hər bir valideyn bitkinin üzərinə ən yaxşı özü-özünə tozlanan xətt ilə yan-yana səpilsin. Sort A onunla yan-yana səpilir, topkrosda sınaqdan keçirilir və tester kimi B-dən istifadə edilir. X_0 sınaqda, B-də iştirak edən xəttdirsə, onda A-da sınaqdan keçirilir. Bu cür resiprokda valideyn formalardan istifadə edilməsi, sınaqda tester kimi onların eyni anda spesifik kombinasiya qabiliyyətini üzə çıxarmaq mümkün olur. Seleksiyaya cəlb olunan xətt isə tester çarpazlaşmasında istifadə edilir (birinci nəsildən başlamış inbridinqdə). Tədbiq edilən periodik seçmə növbəli inbridinqdə çarpazlaşmadan və seçmədən alınmış formalar arasında yenidən çarpazlaşmanın aparılmasına ehtiyac duyulmur. Seleksiya prosesini sürətləndirmək üçün topkrossdan tez-tez istifadə olunur. Bir sortdan ayrılan yaxşı formalardan istifadə etməklə bir hibridin (A_1xA_2) alınması qarşıya məqsəd qoyulur, ikicisi isə digər sortdan olanlardan (B_1xB_2) sadə hibridlərin alınmasında istifadə edilir.

Bu yol ilə alınan sadə hibridlərin məhsuldarlığı valideynlərdən yəqinki az fərqlənmiş olur. Lakin çarpazlaşmanın F_1-dəki birinci və ikinci sadə hibridlər (A_1xA_2)x(B_1xB_2) alınan ikiqat hibridlərdə hetrozis effektliyi maksimuma çatır. Yaxşı nəticənin alınması sortarası çarpazlaşmadan alınan F_1–dəki hibridlərin seçilməsindən asılı olur. Hetrozis seleksiyasında istifadə edilən digər metod pediqridir və onu seçməyə görə digərlərindən fərqləndirən cəhət özü-özünü tozlayıcıların düzgün seçilməsidir. Bu metodun müsbət xüsusiyyəti ondan ibarətdir ki, sərbəst tozlanan populyasiyalar üzərində aparılmır və çox sayda xəttlərarası o hibridlərdən istifadə olunur ki, onların arzu olunan kompleksində irsi faktor konsentrasiya olunur. Hetrozis effektliyini bir sıra bitkilər arasında yaxşı formaları seçməklə (F_2-F_3a) də əlamətləri möhkəmləndirmək üçün aparılan təcrübələrdə bu nisbətdə müsbət əlamətləri saxlamaq qeyri-mümkün olur. Bu sahədə Y.R.Miryuta sonrakı nəsillərdə hetrozis effektliyini möhkəmləndirmək üçün çox orijinal metod təklif etmişdir. O, hetrozisi möhkəmləndirmək üçün struktur hetrozis metodunu təklif edir. Bu metodla tetraploid (xromosomun ikiqat artımı) formalar xəttlərarası hibridlərdən yaradılır.

Bu cür hetrozis effektini sonrakı nəsillərdə möhkəmləndirilməsi zamanı müxtəlif botaniki qrupa aid edilən ikiqat xromosomu artmış bitkilər götürülür. Tetraploidlərin hər birində valideynin xromosomundan bir cütü olur və tetraploidlərdə xromosom cütlükləri arasında konyuqasiya onlar arasında seçim formasına əsaslanır və bu zaman hər hansı parçalanma baş vermir. Miryutun bu ideyası təcrübələr zamanı təsdiq olunmuşdur.

Heterozis gücünün F_1-də bəzi fərdlərdə yaranmasına dair aparılan tədqiqat işlərinin praktiki nəticələri, habelə bu mexanizmin işləmə prinsipinə aid alimlərin verdikləri müxtəlif fərziyyələr yuxarıda qeyd olunur. Hibrid gücünün yaranmasına dair fərziyyələrin çoxluğu və bir-birinə zidd fikirlərin irəli sürülməsi bu mexanizmin genetik, morfoloji və sitoloji səviyyələrdə təhlili zamanı vahid sistemdə verilməsinin əksinə olaraq, bu mexanizmin qeyd olunan səviyyələrdə həllini tapmasını daha da mürəkkəbləşdirmişdir. Məhz qeyd olunan nəzəriyyələrin və aparılan təcrübələrin nəticələri əsas götürülərək heterozis gücünü yaranma mexanizmi genetik qanunlara əsaslanaraq yeni məzmunda interpretasiya olunur. Təkamül prosesini keçən və genləri xromosomda təşkilatlanmış ali bitkilər inkişafına görə iki böyük qrupa ayrılırlar. Birinci qrupa təkamül prosesini keçən o bitkilər daxildir ki, onların cinsi orqanların, hametlərin və ziqotların inkişafı xarici mühitin təsirlərindən izolə edilmiş qapalı sistemdə baş verir. Bu qrupa daxil olan bitkilərin hüceyrələrindəki qeyri-homoloji xromatidlər arasında mübadiləni nizamlayan genlərin tədricən itirilməsi (fəaliyyətsizliyi) nəticəsində xromosomun oxu boyu xətt düzümü olan genlər ilişikli qalır və homogen tipli tozcuqlar spermatozoidləri və yumurtacıq hüceyrələrini əmələ gətirir. Onların qapalı sistemdə inkişafı zamanı valideynin bütün əlamətləri dəyişmədən nəsildən nəsilə ötürülür. Məhz bu qrupa daxil olan bitkilər arasında əlamətlərə görə çarpazlaşmada və inkişafda Mendel effekti üzə çıxır (3:1; 1:2:1; 1:1). Xarici mühitin təsirlərinə çox həssas olan bu bitkilər, həyatda qalmaq uğrunda mübarizədə və seçmədə populyasiyaları təbii mutasiya (inversiya, translokasiya) ilə yaratmaqla,

yarandığı mühitdə areallarını genişləndirə bilirlər (seçmə də daxil olmaqla). Bu bitkilərə bir sıra növlərin populyasiya qruplarında təsadüf edilir.

İkinci qrupa o bitkilər daxildir ki, onların cinsi orqanları və hametləri bilavasitə açıq mühitdə inkişaf edərək və formalaşırlar. Bu qrupa daxil olan bitkilərin cinsi elementlərin və ziqotların inkişafı stasionar dəyişən mühitdə inkişaf etdiyi üçün xarici mühitin təsirinə qarşı və həyatda qalmaq uğrunda mübarizədə, təkamül və seçmədə, elə bir mexanizm yaranmışdır ki, onlar bu mərhələləri keçərkən, yaratdıqları saysız-hesabsız hetrogen tipli hametlər və ziqotlar vasitəsi ilə növ daxilində bir-birinə bənzəməyən populyasiyaları yaratmaqla təbii seçmədə nəsillərini davam etdirə bilirlər. Bu qrupa daxil olan bitkilərin meyozunda formalaşan qeyri-homoloji xromatidlər arasında mübadilə mexanizminin fəaliyyətində və meyozun sonunda müxtəlif xassəli mayalanma və mayalandırma qabiliyyətli hetrogen hametlər formalaşır və onların birləşməsindən yaranan ziqotun açıq sistemdə inkişafından növ daxilində populyasiya qrupları inkişaf edir. Bu qruplar arasında elə formalara da təsadüf edilir ki, onlar yeni mühitdə nəsillərini davam etdirə bilirlər. Bu qrupa daxil olan bitkilər alilərin yarıdan çoxunu təşkil edir. Beləliklə meyozda genlər arası mübadilə və xromatid iplərinin zonaları arasında yerdəyişmə sadə fiziki proses olmayıb, genlərlə idarə olunan mürəkkəb mexanizmdir. Məhz təkamüldə bu mexanizmin alilərdə yaranması nəticəsində genlər sərbəst paylanan qruplarda nəsildən-nəsilə meyozda daima qeyri-homoloji iplər arasında rekombinasiya olunurlar və əlamətlərinə görə təkrarolunmayan populyasiyaları yaradırlar. Yeni mühitdə yalnız o populyasiyalar nəsillərini davam etdirirlər ki, onlar mühitə uyğunlaşaraq areallarını genişləndirə bilirlər. Bu mexanizm ilə fermentlərə çevrilən elə yeni zülallar sintez olunur ki, onlar bir tərəfdən gendən aralı aktivləşən sahənin xromatid ipini qırır, digər tərəfdən isə yeni sintez olunan zülal- fermentin köməyi ilə ipləri birləşdirə bilir. Hər bir hetrogen hametin nüvəsində ona məxsus xromatidin qırılma və birləşmə sahəsi olur və bu sahələr digər hetrogen qametlərin nüvəsindəki qırılma birləşmə sahəsindən fərqlənir. Lakin bu fikirdən belə təsəvvür yarana bilər ki, qırılma sahələri nəsildən nəsilə meyozda təkrarlanır? Bizim subyektiv fikrimizə görə qırılma və birləşmə zonaları hetrogen hametlərin nüvələrində daima yeniləşir və çox istisna hallarda birləşmə-qırılma zonaları təkrarlana bilir. Bu mexnizmin fəaliyyəti sayəsində çoxlu miqdarda hetrogen spermatozoidin hetrogen yumurtacıq hüceyrəsinin mayalandırmasından və ziqotların inkişafından təkrarolunmayan populyasiyalar yaranır və miqdarı nəsildən nəsilə ədədi silsilə ilə artır.

Onların arasında məhdud sayda elə populyasiyalara da təsadüf edilir ki, yeni mühitə uyğunlaşaraq nəsil verirlər və dözümlülük nümayiş etdirirlər. Mübadilə mexanizminin digər müsbət xüsusiyyəti, qeyri-homoloji xromatid ipləri arasında mübadilədən yeni fəaliyyətli, xromosomun uzunluğu boyu genlərin yeni məna daşıyan aktiv kombinasiyalı gen sistemini yaratmışdır. Məhz yeni rekombinasiyadan yaranan və məna daşıyan informasiyalı sistemin fəaliyyətindən valideynin gen sistemindən fərqli sitoplazmadakı orqanoidlərdə yeni məzmunlu informasiya reallaşır. Meyozda qeyri-homoloji xromatid ipləri arasında mübadilədən elə məna daşıyan rekombinativ gen kombinasiyası yarana bilir ki, onun F_1-də fəaliyyəti valideyn bitkinin gen sistemindən dəfələrlə intensiv və yüksək olur və əlamətlərə görə aparılan çarpazlaşmanın birinci nəsilində (F_1) hibrid gücü müşahidə olunur. Onda sual meydana çıxır: a) bir sıra növdaxili bitkilər arasında çarpazlaşmada birinci nəsildə (F_1) hibrid gücü necə yaranır? b) nə üçün sonrakı nəsillərdə birinci nəsildəki əlamətlərin müsbət effektliyi yəni hibrid gücü davam etmir?

Biz yuxarıda qeyd olunan çox mürəkkəb və mexanizmi anlaşılmaz qalan məsələlərə aydınlıq gətirməzdən öncə bu mexanizmin profazanın mərhələləri ilə sıx əlaqəli olmasının bəzi müddəalarına diqqət yetirək.

Xromosomun ayrılması və ötürülməsi meyoz parçalanmada Mendel genlərinin paylanmasının izahına imkan verir və gen mübadiləsinin yaranmasının öyrənilməsi anlamına gəlir. Yeni-yeni mutant genlərin üzə çıxması onların bir çoxunun bir xromosomda olmasının əsas göstəricisidir. Müəyyən edilmişdir ki, ixtiyari iki allel geni daima Mendel parçalanması ilə ötürülür. Buna baxmayaraq, iki və üç faktorial çarpazlaşmada tez-tez Mendelin ikinci qanunundakı nisbətlərdən kənar nəticələr müşahidə olunur. Bu fakt ortaya çıxdıqdan sonra müəyyən olundu ki, irsiyyətin xromosom nəzəriyyəsi ümumilikdə düzgün olsa da ilişkənliyin və mübadilənin meyozda yaranması zamanı bu qanun həmişə öz funksiyasını yerinə yetirə bilmir. Mendel qanunu yalnız ilişkənli qalan genlərə tətbiq olunur və ixtiyari kombinasiyalı genlərdə bu qanun işləmir. O yerdə ki, məlum genlərin miqdarı haploid xromosomu olan genlərin miqdarından çox olur, onda xromosomdakı genlərin ilişkənliyi meydana çıxır və bu genlər qrup halında nəslə ötürülür və sərbəst genlərin fəaliyyəti ilə hər hansı əlaqəsi olmur. Əgər hər hansı hipotetik gen xromosomda a, b, c ardıcıllığı ilə yerləşirsə, onların arasında məsafə krossinqover tezliyində əks olunursa, onda hetroziqotların analitik çarpazlaşmasında üçqat ressesiv abc/abc nəsildə 8 müxtəlif hamet tipini yaradır. Bu zaman krossover olmayan hamet tipini sayı ən yüksək ədədə çatır. Tək-tək birinci sahənin kəsişməsi a və b genarası sahəsinin xromatid

mübadiləsindən, b-c gen arasında mübadilə isə onların ikinci sahədəki kəsişməsindən yaranır.

Birinci kəsişmədə qeyd olunan iki tipin tezliyi a-b və b-c genləri arasındakı xətti məsafədən asılı olur. İki kəsişmədən hametin yaranma tezliyi ən az ədədə bərabər olur, ona görə ki, iki gen arası kəsişmə tezliyi onların arasındakı məsafəyə uyğun proporsional məsafəyə bərabər olur. Əgər iki sahədə yaranan kəsişmə bərabər olarsa, onların ayrı-ayrı sahələrində yaranan bir tipli kəsişmənin hasilinə vurulur və bu nəticə qalan ikisinin ayrılıqda kəsişməsindən yaranan mübadilədən kifayət qədər az olur. Əgər 3 gen abc ardıcıllığı ilə ilişiklidirsə, a-b və b-c arası interval vahidini xəritədə bilməklə, ikiqat krossinqoveri hesablamaq olur. Əgər qəbul etsək ki, a-b qədər interval 10 vahidə, b-c isə 15 vahidə bərabərdir, onda ikiqat krossinqover tək-tək yaranmasının cəminə (10%, 15% və yaxud 1,5%) o zaman bərabər olur ki, yaranan bir sahənin krossinqoveri digər sahənin krossinqoverinin yaranmasına mane olmur. Lakin hər iki genə aid olan sahələrdə (qarışıq) mübadilə, yəni krossinqover müstəqil yarana bilmir. Məsələn a-b intervalındakı kəsişmə eyni anda b-c intervalında kəsişmənin yaranmasına mane ola bilir. Beləliklə, mübadilədə ikiqat krossinqoverin əmələgəlmə tezliyinin azalması müşahidə olunur. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olur ki, bir nöqtədə yarana krossinqover, digər nöqtədəki krossinqoverin yaranmasına (qarışıq zonada) mane olur. Genlər arası məsafə qısaldıqca interferensiya ədədi artır, məsafə artdıqca onun effekti azalır. Birinci nəsildəki hibrid bitkilərin sitoloji tədbiqi zamanı heterozisliyin yaranması tam olmasa da onun mexanizminin açılmasında meyozun açar rolunu oynaması anlamına gəlir. F_1-dəki bitkilərin meyozunun profaza mərhələsindəki homoloji xromosomlar arasında konyuqasiya baş verir və paxinema mərhələsində onlar uzununa boyu birləşmiş qalırlar. Birləşmiş xromosomlar sinapsinemal kompleksdə bir-birinə sıxlaşmış halını saxlayır. Diplonemada homoloji xromosomlar bir-birindən ayrıldıqda bivalentlər xromosomun bəzi nöqtələrində yapışmış vəziyyətini qoruyub saxlayırlar. Bu cür yapışıqlı qalan xromosomun hissələri xiaizmi əmələ gətirir. Beləliklə, mübadilə homoloji xromatidlər arası yerdəyişmədən yaranır. Diplonemada hər bir homoloq uzununa boyu iki xromatidə ayrılır və bu mübadilədə 4 xromatiddən bivalentdəki iki xromatid iştirak edir. Bu zaman mübadilədə qeyri-əkiz xromatidlər bilavasitə iştirak edir. Bütün hallarda, əgər əkiz xromatidlər arasında mübadilələr yaransa belə, onu nə genetik, nə də sitoloji cəhətcə ayırd etmək çətin olur. Bunun da əsas səbəbi bu tipli mübadilə zamanı genetik konstruksiya dəyişməz qalır (bu o zaman mümkün ola bilir ki, əkiz xromatidlərdə xətti yerləşən genlər arası məsafə üst-üstə düşsün).

Anafazaya qədər xromosomlarda əkiz xromatidlər bir-birinə çox sıx toxunmuş vəziyətini saxlayırlar və onlar xiazmin hər iki tərəfində yerləşirlər. O xromatidlər ki, mübadilədə iştirak etmir, onlar qeyri-krossover nəslinin başlanğıcını verirlər və iki krossover tipinə komplimentar qalırlar. İxtiyari iki homoloji xromosom arasında bir xiazmdan daha çoxu yaranarsa, onda daxili ilişkən qalan qrupların yerdəyişmələrinin miqadarı artmağa başlayır. Krossinqoveri o zaman müşahidə etmək mümkün olur ki, o iki gen arasındakı sahədə yarana bilsin. İki gen arasında məsafə böyük olduqca, onların arasında iki xiazmın əmələ gəlməsi mümkün olur. Bu da bir faktdır ki, maksimal müşahidə olunan krossinqover tezliyi (iki gen arası) xromosomun uzunua boyu məsafəsindən asılı olmur və 50% səviyyəsində konstant qalır. Hetrozislik effektinin yaranmasının meyozla bağlılığını profazanın mərhələlərində, xüsusən erkən diplonemada genetik informasiyanın ötürülməsi mexanizmi ilə izah edilə bilər. Bu zaman informasiya bir homoloji xromosomdan digərinə ötürülür. Qeyri-əkiz xromatidlər arası xromatin mübadiləsi zamanı onlardan biri digərinə bütün genləri ötürə bilirlər və xiazma görə distal vəziyyətini alırlar. Beləliklə, heterozisin yaranması üçün mübadilədə tək-tək genlər iştirak etmir və onları bloklar şəklində biri digəri ilə əvəzlənir.

Heterosiz effektliyinin yaranması mexanizminin izahında bunu əsas götürmək mümkündür ki, meyozun 4 ipli fazasında qeyri-əkiz xromatidlər arasında genlərin bloklar şəklində mübadilələri çox effektli mexanizmdir. Bu cür effektli gen mübadiləsindən sonra F_1-də inkişaf edən hibridlər valideynin inkişaf sistemindən fərqli daha yüksək pillədə duran sistemlə blok şəklində rekombinasiya olunmuş genləri yeni məna daşıyan proqram ilə informasiyalarını reallaşdıra bilirlər. İndi isə bu məsələyə aydınlıq gətirmək üçün fərz edək mayanlandırma qabiliyyətli bir hametin formalaşması üçün meyozun profaza mərhələsindəki dörd ipli xromatiddəki genlərin a_1-a_2-a_3-a_4-a_5-a_6-a_7-a_8-a_9-a_{10}-....a_n düzümü mövcuddur. Qeyri-əkiz xromatiddə isə genlərin düzümü b_1-b_2-b_3-b_4-b_5-b_6-b_7-b_8-b_9-b_{10}.....b_n ardıcıllığı ilədir. Qeyri-əkiz xromatidlərdəki genlərarası məsafə müxtəlifdir. Profazanın diplonema mərhələsində genlərin blok şəklində aralarında mübadilədən sonra bu prosesdə iştirak edən qeyri-homoloji ipin uzununa boyu yerdəyişmədən sonra yeni gen düzümü aşağıdakı şəkildə baş verir.

a_1, a_2, a_3, b_4, b_5, b_6, b_7, a_8, a_9, a_{10}....a_n

İkinci ipdə isə b_1, b_2, b_3, a_4, a_5, a_6, a_7, b_8, b_9, b_{10}.....b_n olur. Əgər xromatiddə xətti düzümü olan genlərin blok şəklində gen ardıcıllığındakı sahədə mübadilə olunduğunu nəzərə alsaq, onda meyozun sonunda yaranan 100% hametin 25% mübadilədə tam iştirak etməyən hametlərdən, 75% isə blok şəklində müxtəlif variantlarda və tam olmayan gen

mübadiləsi olan hetrogen hametləri yarada bilir. Yumurtacığın formalaşması zamanı bu prosesin gedişi tozcuqların formalaşması mexanizmindən fərqlənmir. Küllü miqdarda blok şəklində gen mübadiləsi olan tozcuqların blok şəklində mübadiləsi olan rüşeym kisəsini mayalandırmasından inkişaf edən ziqotlar arasında elə rekombinasiyalı ziqotlardan toxum inkişaf edir ki, onlardan bəzi gen kombinasiyaları F_1-də hetrozis effektini verir:

50% blok şəklində tam rekombinasiya olunmamış qeyri-krossinqover tipli hetrogen tozcuqlar və yumurtacıqlar.

25% blok şəklində hər iki ipin genləri tam rekombinasiya olunmuş hetrogen tozcuqlar və yumurtacıqlar.

25% genləri blok şəklində hər iki ipin rekombinasiya olunmamış tozcuqları və yumurtacıqları

Burada ziqotun yaranmasında dörd mümkün variantdan çarpazlaşmada hametlərin hamısı iştirak edir.

Birinci halda genləri tam rekombinasiya olunmamış tozcuqlar ilə yumurtacığı tam rekombinasiya olunmamışla formalaşan ziqotlar (50%).

İkincidə genləri blok şəklində tam rekombinasiya olunmuş tozcuqların blok şəklində tam rekombinasiya olunmuş rüşeym kisəsinin nüvəsinin mayalandırmasından formalaşan ziqot (25%).

Üçüncüdə genləri blok şəklində rekombinasiya olunmamış tozcuqların, genləri rekombinasiya olunmamış rüşeym kisəsinin nüvəsinin mayalandırmasından inkişaf edən ziqot (25%).

Dördüncüdə genləri blok şəklində rekombinasiya olunmuş tozcuqların, genləri blok şəklində tam rekombinasiya olunmamış rüşeym kisəsindəki nüvənin mayalandırmasından inkişaf edən ziqot (25%).

Aydın məsələdir ki, genləri blok şəklində rekombinasiya olunmamış tozcuqların, genləri blok şəklində mübadilə olunmamış rüşeym kisələrindəki nüvələrinin mayalandırmasından inkişaf edən ziqotlardan formalaşan toxumların cücərməsindən F_1-də əlamətlərinə görə hər hansı heteroz effektinin yaranması praktiki cəhətcə qeyri-mümkün olur. Bunun da əsas səbəbi genlərin rekombinasiya olunmuş variasiya tiplərinin əmələ gəlməməsidir.

Bu tipli toxumların cücərdilməsindən sonra aralarında birinci nəsildə heterozislik effekti verən bitkilərin formalaşması qeri-mümkün olur. İkinci və üçüncü qrupa daxil olan ziqotların inkişafından formalaşan toxumların cücərdilməsindən inkişaf edən bitkilər arasında nəzəri cəhətcə heterozis effekti olan bitkilərə təsadüf edilə bilər. Lakin hər iki qrupdakı (ikinci, üçüncü) ziqotların inkişafından formalaşan toxumlar blok şəklində rekombinasiya olunmuşların variasiya tiplərinin miqdarı az olduğu üçün bu qrupa daxil olan bitkilər arasında F_1-də heterozslik effekti verən bitkilərə tez-tez olmasa da təsadüf edilə bilər. İkinci qrupdakı kişi və qadın hametlərinin hamısı genləri blok şəklində genləri rekombinasiya olunmuş mayalanma və mayalandırma qabiliyyəti tozcuqlar və nüvələrində genləri blok şəklində rekombinasiya olunmuş rüşeym kisələridir. Bu qrupa daxil olan kişi və qadın hametlərinin 100% genləri blok şəklində rekombinasiya olunduğu üçün onların tozcuqlarının rüşeym kisələrindəki nüvələrin mayalandırmasından formalaşan ziqotların inkişafından gen variasiyalarının təsirindən həndəsi silsilə ilə artan, əlamətlərinə və funksiyalarına görə genetik cəhətcə fərqli toxumların cücərdilməsindən F_1–də əlamətlərinə görə bir-birindən fərqlənən və həndəsi silsilə ilə artan bitki variasiyalarını əmələ gətirir. Məhz F_1-də bu bitkilər arasında seçmədə heterozis effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. Bunun da əsas səbəbi erkən diplonema fazasında iki qeyri-əkiz xromatidlərdəki genlərin müxtəlif variasiyalarda blok şəklində rekombinasiya olunmasıdır və onların arasında blok şəklində rekombinasiya olunmuş tozcuqlardakı nüvənin, blok şəklində genləri rekombinasiya olunmuş rüşeym kisələrindəki nüvəni mayalandırmasından və genləri blok şəklində rekombinasiya olunan ziqotun inkişafından əmələ gələn toxumların cücərdilməsindən F_1-dəki hibridlər araslnda heterozis effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir.

Aydın məsələdir ki, heterozis effekli bitkinin toxumlarını əkdikdə onların meyozunda yeni dörd kombinasiya tipi olan kişi cinsi hametləri yaranır və F_2-də bu bitkilər arasında heterozis effekti verən bitkilərə təsadüf edilmir. Bunun da əsas səbəbi heterozis effekti verən bitkinin meyozunda yeni genləri blok şəklində mübadilə olunmuş həm kişi həm də qadın cinsli hametlərinin yeni məzmunda formalaşması və əvvəlki gen rekombinasiyanı saxlamamasıdır. Beləliklə, heterozis effekti F_1-də verən və blok şəklində gen mübadiləsindən yaranan hametlərdə əvvəki gen rekombinasiyası F_2-də pozulduğu üçün yeni gen kombinasiyalı hametlərin birləşməsindən inkişaf edən ziqotlardan formalaşan toxumların (F_2) cücərdilməsindən aralarında heterozis effekti verən bitkilərə təsadüf edilmir. Bunun da əsas səbəbi çarpazlaşmada iştirak edən heteroziqot hametlərin birləşməsindən yaranan genləri blok şəklində mübadilə olunmuş heterogen ziqotun inkişafından genetik cəhətcə rekombinasiya olunmuş rüşeymlərin (toxumların) cücərməsindən və onların arasında seçmədə (F_2-də) üzə çıxan yeni gen kombinasiyalı heterozis effekti verməyən bitkilərin inkişafıdır. Məsələn, hündür boylu yabanı nar ilə qısa boylu tez çiçəkləyən nar bitkisi arasında resiprok çarpazlaşmadan F_1-də aşağıdakı nəticələr alınmışdır. Təcrübə iki etapda aparılmışdır. Birinci mərhələdə hündür boylu narın tozcuqları ilə qısa boylu tez çiçəkləyən narın qadın orqanı tozlandırılmışdır. Bu tozlanmadan əmələ gələn narın meyvələrinin hamısı qısa boylu tez çiçəkləyən narın meyvələrinə

bənzəyir və aralıq formalara təsadüf edilmir. Bu toxumların cücərdilməsindən F_1-də alınan bitkilər Mendel effektindən kənara çıxaraq onların arasında qısa boylu tez çiçəkləyən bitkilərin sayı çox, qalan az hissəsi isə hündür boylu nar bitkisinə bənzəyir. Beləliklə hündür və qısa boylu nar bitkisi arasında çarpazlaşmadan parçalanmada (M_1V_1) Mendel effektindən kənar nəticələr alınır.

İkinci təcrübədə isə tərsinə ana hündür boylu bitkilərin çiçəkləri, qısa boylu narın tozcuqları ilə mayalandırılmışdır. Mayalanmadan sonra M_1V_1-M_1V_5 meyvələr ölçülərinə, formasına və dəninin şirəsinin dadına görə hündür boylu bitkinin meyvəsinin bütün əlamətlərini özündə cəmləşdirir. Alınan meyvələr toxumlarını cücərtdikdə M_1V_1 meyvələrinin çox hissəsi hündür boylu bitkiyə bənzəyir və meyvələr valideyn (hündür boylu)bitkinin meyvələrindən fərqlənmir, az hissəsi (M_1V_1) qısa boylu tez çiçəkləyən bitkiləri verirlər və onların üzərindəki meyvələr qısa boylu narın meyvələrindən fərqlənmir. Beləliklə hər iki təcrübədə M_1V_1 parçalanma baş verir və aralıq formalara təsadüf edilmir. M_1V_1 qısa boylu formalar üzərində aparılan müşahidələr zamanı elə formalara da təsadüf edilir ki, boylarının 25-sm-dən yuxarı olmamasına baxmayaraq, bu formalar 6 ay müddətində çiçəkləməyə başlayır və bu proses otaq şəraitində il boyu davam edir. Qısa boylu formalar arasında ele formalara da təsadüf edilir ki, onlar 9 aydan sonra çiçəkləyir, boyları 60 sm olmasına baxmayaq üzərindəki meyvələr valideyndən götürülmüş qısaboylu narın meyvələrindən iki dəfə böyük dənələri isə sulu olur. Halbuki valideyinin meyvəsinin toxumu hamar, iri, şirəsi turş və faizi azdır. Bu tipli bitkiləri toxumlarla artırdıqda parçalanma verərək müsbət əlamətləri davam etdirə bilmirlər.

Buna bənzər müsbət istiqamətli formalara hündür boylu hibridlərdə də təsadüf edilir. Onların da toxumlarını cücərtdikdə M_1V_5 alınan cücərtilərin bir-birindən fərqlənmələrinə baxmayaraq F_1-də alınan heterozis efektliyi təkrarlanmır. Fərz edək ki, çarpazlaşmadan sonra ziqotun inkişafından 1000 toxum əldə edilmişdir. Bu toxumlardan 250-i qeyri-krossinqover tipli toxum olub, onların arasında heterozis effekti verən bitkilərə F_1 də təsadüf edilmir. 500 toxumdan alınan cücərtilər arasında M_1V_1 heterozis effekti verən bitkiyə tez-tez olmasa da təsadüf edilir. Üçüncü qrupa aid edilən isə blok şəklində mübadilə olunmuş heterogen hametlərin və blok şəklində mübadilə olunmuş qadın hametlərinin birləşməsindən yaranan genetik cəhətcə tam rekombinasiya olunmuş cücərmə qabiliyyətli toxumlardır. Onların sayı isə 250 ədədə qədərdir. Bu toxumların cücərdilməsindən alınan, bir-birinə bənzəməyən formaların variasiya tiplərinə daha çox təsadüf edilir. Məhz bu toxumların cücərdilməsindən əldə edilən effektli müxtəlif variantlarda rekominasiya olunmuş variasiya tipləri arasında heterozis effektliyi (F_1-də M_1V_5) ən çox üzə çıxan bitkilərə tez-tez təsadüf edilir.

Xromosomlarda mübadilə əmələ gələn zonanın dəqiq təyin edilməsi yalnız sitoloji xəritədə genin lokalizasiya nöqtəsi müəyyən edildikdən sonra mümkün olur. Genin sitoloji və genetik xəritədə xətt boyu fiksə edilmiş zonaları üst-üstə düşür, lakin arasındakı məsafə vahidi müxtəlif olur. Bu cür dayaq nöqtəsi ali bitkilərin xromosomunun sentromerasıdır və bu orqanoidin mübadilə tezliyinin yaranmasına təsiri çox böyükdür. Bunu iki gen arası qarışıq sahələrdə yaranan mübadilələrdə müşahidə etmək olur. Bizim apardığımız sitoloji analiz nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, bir vahid fiziki məsafəyə düşən mübadilə tezliyi xromosomun müxtəlif sahələrində müxtəlif olur və sentromeraya yaxın olan sahədə mübadiləyə nadir halda təsadüf edilir. Məsələn, normal hüceyrələrdə DNT və histon təqribən 1:1 nisbətindədir, lakin asinaptik mexanizmdə bu nisbət 1:2 nisbətində olur. Hüceyrədə histonun artıqlığı o qədər yüksək olur ki, o öz homoloqu ilə birləşmə qabiliyyətini itirir. Heterozis effektliyinin blok şəklində gen mübadiləsi ilə əlaqəli olması aşağıdakı prinsipinə əsaslanır. Ali orqanizmlərdə yaranan mübadilədə bivalentin dörd xromatid ipindən ikisi bu prosesdə dəqiq iştirak edir və xromatinlərin blok şəklində resiprok mübadiləsi baş verir və bu prosesin nə əvvəllində, nə də sonunda yaranır.

1. Xromatidin əmələ gəlməsi DNT-nin sintezi ilə əlaqədar olub, onun varlığını tam əks etdirir, mübadilə isə postreplikasiya prosesidir. Bu proses paxinema boyu davam edir, diplonemada yaranan xiazm isə krossinqoverin üzə çıxan sitoloji görüntüləridir. Bivalentlər leptonemadan sonra yaranırlar, xiazm isə qeyr-əkiz xromatidlər arasında baş verən mübadilədir. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olur ki, mübadilə o zaman baş verir ki, onda hər bir bivalentin mikroskopda görüntüsündə sıxlaşmış vəziyyətini qoruyub saxlayır.

2. Mübadilə profazada çox dəqiqliklə icra olunan mexanizm olub, qeyri-əkiz xromatidlər arasında baş verən yerdəyişmənin son nəticəsidir.

3. Bir bivalentdə ikidən daha çox kəsişmədə 2,3,4 xromatiddə mübadilə tezliyi bərabər nisbətdə yaranır və mənfi və müsbət interferensiyalara nadir hallarda təsadüf edilir. Lakin bu və digər hallarda iki xromatidli mübadilənin tezliyi ya arta, ya da azala bilər. Bütün qeyri-əkiz xromatid cütlüklərinə bivalentin ayrı-ayrı sahələrində kəsişmənin yaranmasına bərabər imkan yaranır. Bunun da əsas səbəbi DNT-nin yarımkonservativ replikasiyasıdır. Ona görə də xromatidlərin köhnəsi və yenisinin olmasına dair fikiri söyləmək düzgün olmazdı. Bunun da əsas səbəbi hər bir xromatid ipi əvvəlki və yeni DNT ipi ilə bir yerdə olur (yarım nukleotid zəncirindəki DNT). Bütün xromatidlər DNT-nin yaşına görə eynidirlər və mübadilədə eyni "hüquqa" malikdirlər.

4. Müsbət interferensiya imkan vermir ki kəsişmə mümkün hədd daxilindən kənara çıxsın.

5. Mübadilə tezliyinin yaranmasına bir sıra xarici və daxili faktorlar təsir edə bilir. Buraya obyektin genetipi, yaşı, cinsi, genlərin xətt boyu düzümü, temperatur və digər faktorlar daxildir. Bizim subyektiv fikrimizə görə mübadilə zamanı DNT ipində qırılma və birləşmə genlər tərəfindən idarə olunan fermentativ biokimyəvi sintezə əsaslanan mexanizmdir. Bu mexanizm təkamül prosesini keçən və həyatda qalmaq uğrunda mübarizədə canlılarda formalaşmış və qazanılmış yaşam mexanizmdir.

Bu prosesin gedişinə yuxarıda göstərilən faktorlar sürətləndirici, ya da zəiflədici təsirlər göstərə bilir, lakin bu mexanizmin tam fəaliyyətinə təsir edə bilmirlər. Bizim apardığımız təcrübələrdən məlum olmuşdur ki, iki zəncirli DNT ipi ali bitkilərin gen mübadiləsində ölçü vahidi götürülə bilər. Bununla yanaşı DNT ipində qıralmanın və birləşmənin dəqiq icra olunması, mübadilənin yalnız fiziki prosesin olmadığından xəbər verir.

Mübadilənin dəqiq icra olunması cəzb etmə və mərkəzdən qaçma qüvvələri sistemində dəqiqliklə mübadilə reaksiyasının genin nəzarətində icra olunması anlamına gəlir. Bu prosesin genlərin nəzarətində icra olunması fakt olaraq sübuta yetirilməsinə baxmayaraq, bu tipli mübadilələrdə hansı qrupa daxil olan DNT-nin iştirak etməsi müəyyən edilməmişdir (identifikasiya). Nar bitkisinin meyozunun gedişində bu mexanizm aşağıdakı kimi müşahidə edilir.

Meyozun S mərhələsinin interfazasındakı xromosomun DNT-si iki seqmentli spiraldan ibarət olur və onları birləşdirən xüsusi bir qrup maddələr iştirak edir. Bu zaman DNT 1-2 zəncirli spiraldan (sayı çox) ibarət olub, onların hər bağlayıcı zonası müstəqil struktura malik olur (vahid bağlayıcı sistem). Təbiət etibarı ilə bağlayıcısı olan bu strukturun fəaliyyəti müstəqil olmayan bir qurumdur və o digər qruplar ilə əlaqələndirici rolunu oynaya bilir (DNT-nin genetik kodunda). Sintez öncəsi iki spirallı DNT ipləri bir-birindən ayrılaraq iki yarımnukleotid zəncirini əmələ gətirir və bağlayıcılar DNT-nin müxtəlif zəncirində qalırlar. Nəticədə DNT bağlayıcılar vasitəsi ilə fragmentlərə ayrılır (yarımnukleotid vahidə, lakin xromosom vahid kimi fragentləşmir). Fragmentləşmənin yaranmasına baxmayaraq, histonlar və qalıq zülallar xromosomda DNT-nin fraqmentləri vahid kimi qalmasını təmin edir.

Sinapsisin yaranması nəticəsində çatışmayan fragmentin zəncirdə sintezi nəticəsində DNT-nin molekulyar vahidliyi bərpa olunur. Mikroskopdakı sitoloji görüntülərdən irəli sürülən təsdiq olunmamış mülahizə, mülahizə olaraq qalır. Yuxarıda qeyd edilənlərdən belə nəticə çıxarmaq olur ki, qeyri-əkiz xromatidlər arasında mübadilələr hansı yolla əmələ gəlməsindən asılı olmayaraq iki məsələni ön plana çəkir: a) xromatid homoloqlarının mübadiləsi təmin olunur. b) mübadilə mexanizmi homoloqların birləşməsinə şərait yaradır və bu proses metafazanın sonuna qədər davam edir və xromosomların əks qütblərə çəkilməsini anafazada nizamlayır.

Bizim subyektiv fikrimizə görə, ilk növbədə homoloqlar arasında mübadilədə konyuqasiya yaranır. Əgər bu mexanizm effektli olursa, onda mübadilə mexanizmi işə düşür və proses anafaza mərhələsinə qədər uzanır və bu mexanizmlə mübadilə yaranmırsa, onda bir-birinə yapışmış xromosomlar aralanaraq digər sərbəst xromosomlar ilə cütlük əmələ gətirə bilirlər (anafazada əks qütblərə paylanmaq üçün). Biz meyozu, heterozisliklə əlaqəli verməyimizlə hibrid gücünün F_1-də yaranmasında mübadilənin rolunu geniş qeyd etdik. Bunun da əsas səbəbi genetik informasiyanın nəsildən-nəsilə ötürülməsinin nə qədər mürəkkəb və uzun müddətli proses olduğunu göstərməkdir.

Bir sıra fərdlərin populyasiyaları məhz göstərilən mexanizmlərlə, müxtəlifliklərini həndəsi silsilə ilə artıraraq həyatda qalmaq uğrunda mübarizədə digərlərini üstələyirlər. Lakin həyatı çox qısa olan orqanizmlərin meyozu uzun müddətli mürəkkəb proses olub, onun məhsulu olan hametlər və sporlar cinsiyyətsiz artımda nəsillər arasında körpü funksiyasını yerinə yetirməklə onların növ statusunun alınmasına şərait yaranır. Beləliklə, bu yol ilə genetik fasiləsizlik təmin olunmaqla bu mexanizm növün yeni mühitdə uzun müddətə qalmasını təmin edir. Xromosomların paylanmasının təsadüfü olması və onların müxtəlif formada ilişkənli qalması, mübadilədə ki, qırılmalar və birləşmələr populyasiyalarda dəyişkənlik mənbəyi olub, mutasiya baş vermədən belə dəyişkənliklər yarana bilir. Bu tipli mübadilələrdən yaranan heterogen cinsi hametlər çarpazlaşmada F_1-də heterozis gücünün mənbəyi ola bilir. Hametlərdən fərqli olaraq somatik hüceyrələrin çox kəskin öz genotipini qorumaq xüsusiyyəti olur. Bunu da qəbul etmək lazımdır ki, mitozda da nəzəri cəhətcə dəyişkənlik yarana bilir və dəyişkənlik nəsildən-nəslə nadir hallarda baş verən proses olub, tezliyi olduqca aşağıdır. Ali orqanizmlərin boy inkişafı onların hüceyrələrindəki genotiplərin konstantlığı ilə baş tutur.

Ali bitkilərdə sentrol müşahidə olunmadığı üçün onlarda ilk bölünmənin əlamətləri görünməz qalır. Hüceyrə hələ bölünmə fazasına keçməmişdən öncə DNT və histonların sintezi hesabına həcmini genişləndirir və metobolik aparatını işə salır (bölünmə üçün). Hüceyrənin bölünməsi yanğınsız partlayışa bənzəyir və sonra onun bərpası intensivləşir. Bütün ali orqanizmlərdə hüceyrənin tam bölünməsinə sərf olunan zamanın təqribən 90%-i interfaza mərhələsinə, 10%-i isə qalan fazaların payına düşür. Heterozis effektliyi zamanı da hüceyrələrin bölünmə mərhələlərindəki faiz nisbəti dəyişməz qalır. Narın hetrogen tozcuqlarının inkişafı prosesində qeyri-əkiz

xromatidlər arasında mübadilə, iplərin xromosomda uzunluğundan asılı olur nəinki bu iplərdə xətti düzümü olan genlərdən. Qeyri-əkiz xromatidlərdə xətti düzümlü genlərin aralarındakı məsafə müxtəlifdir. İki a və b geni arasında məsafə nə qədər böyük olarsa, həmin sahədə yaranan bir-iki kəsişmədən yeni-yeni mübadilələrin yaranmasına səbəb olur. Bu məsələyə aydınlıq gətirmək üçün iki qeyri-əkiz xromatidin birində genlərin a-b-c-d düzümlü, ikincidə isə eyni ölçüdəki xromatidin yerləşmə sahəsində a_1-b_1-c_1-d_1 genlər mövcuddur.

Onda a-b-c-d-nin xromatidə yerləşdiyi sahə ilə qeyri-əkiz xromatid ipində a-b-c-d-nin gen düzümü eyni olarsa, onda xromatid ipinin uzunluğu əsas götürülür. Yəni a-b-c-d-e-f, mnk- (birincidə genlərin düzümü, ikincidə $a_1b_1c_1$-$e_1f_1m_1n_1k_1$ II ipdə gen düzümü mübadilə zamanı eyni uzunluqda iki ipin birində mübadilə olunan sahədə dörd gen, ikinci ipin eyni uzunluğunda isə 3 gen yerləşir. Qeyri-əkiz xromatidlər arasında mübadilə yarandıqda birinci ipdə a_1-b_1-c_1-efmnk ikinci ipdə isə abcd $e_1f_1m_1n_1k_1$ şəklində mübadilə yaranır.

Bu zaman hər iki ipdə mübadilə zonasının uzunluğu eyni olur, lakin qeyri-əkiz xromatid ipin birində 4 gen, həmin uzunluqda ikinci xromatidin ipi boyu eyni sahədə əlavə d-genin artıqlığı yaranır. Birinci ipdə isə mübadilədən sonra eyni uzunluqda 3 gen yerləşir. Ona görə də bu tipli mübadilədə ipin birində gen artıqlığı, digərində bir genin əksikliyi yaranır. Halbuki xromatidlərin xətt boyu uzunluğunda hər hansı dəyişiklik baş vermir. Nəzəri hesablamalara görə, iki gen arasında məsafə böyük olduqca mübadilə tezliyi yüksək, məsafə az olduqda mübadilə tezliyi nisbətən az olur. İki əkiz xromatid arasında mübadilə tezliyi yüksək olan və meyozda formalaşan heterogen hamelərin yumurtacığı mayalandırmasından genetik cəhətcə heterogen ziqotun inkişafından əmələ gələn toxumlar arasında F_1-də hetrozis effekti verən genetik cəhətcə rekombinasiyalı nüvəsi olan rüşeymlərə təsadüf edilə bilər. Məhz bu tipli toxumlar arasında daha çox heterozis (F_1-də) effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. Xromatidlərdəki genlərarası məsafənin müxtəlifliyi bir sıra hallarda yaranan mübadilədən sonra euxromatin və hetroxromatin zonanın disklərində gen kompleksindən məna daşıyan rekombinativ gen sistemi yaranır. Genlər blok şəklində mubadilədən sonra, ola bilsin ki, euxromatin zonanın genləri, heteroxromatin zonanın genlərinə məsafəcə daha yaxın olsunlar və yaxud tərsinə. Onda sərhəd zonasındakı genlər məsafəcə ona yaxın genlərlə fəaliyyət göstərərək yeni məna daşıyan sintez sistemini yaradırlar.

Biz bir daha qeyd edirik ki, yalnız mübadilə tezliyi yüksək olan və müxtəlif tipli blok şəklində gen mübadiləsi olan hetrogen cinsli hametlərin birləşməsindən inkişaf edən bitkilər arasında F_1-də hetrozislik effekti verən bitkiləri seçmə yolu ilə müəyyənləşdirmək olur. Hetrozis effekti verən bitkilərin toxumlarının cücərdilməsindən alınan formaların meyozunda genlər arası yeni mübadilədən sonra əvvəlki genlərin kombinativ mübadilə effektliyi pozulduğu üçün F_1-dəki hetrozis effektliyi ikinci nəsildə özünü biruzə vermir. Əgər meyozda F_1-də yaranan heterozis gücünün kombinativ elementləri xromosomlarda rekombinasiya olunmayaraq ilişikli qalsaydılar yəqin ki, hetrozis effektini yaradan kombinativ genlər dəyişmədən sonrakı nəsillərdə F_1-dəki hetrozis effektliyini verə bilərdilər. F_1-də heterozis gücü effektini vegetativ yol ilə çoxalan bitkilərdə bu effektliyi saxlamaq mümkün olur. Qeyri-əkiz xromatidlərdki blok şəklində genlərarası mübadilə təkamüldə yaşamaq və mühitdə qalmaq uğrunda mübarizədə genlərin formalaşmış işləmə mexanizmi olub, onun fəaliyyəti ilə populyasiyaların miqdarı həndəsi silsilə ilə artır.

Biz yuxarıda göstərmişik ki, profazanın 4 xromatid ipli mərhələsində genlər blok şəklində iki qeyri-əkiz xromatid ipləri arasındakı mübadilədən yaranır. Deməli, 4 xromatid ipindən ikisi bu mübadilə prosesində iştirak etmir. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olur ki, genləri sərbəst paylanma qrupuna daxil olan bitkilərdə Mendel qanunları fəaliyyət göstərmədiyi üçün birinci nəsildə heterozis gücü effektliyi məhz bu bitkilər arasında daha tez-tez təsadüf edilir. İkiqat mübadilədə bir qrupa aid olan bitkilər arasında çarpazlaşmada F_1-də heterozis gücü olan fərdlərə daha tez-tez təsadüf edilir. Bunun üçün çarpazlaşmada iştirak edən bitkilərin mübadilələrdən sonra inkişaf edən heterogen tozcuqları və yumurtacıq hüceyrələri mayalandırma və mayalanma qabiliyyəti olmalıdır ki, heterozis effekti gücünün seçmədə hansı bitkidə yaranmasını müəyyən etmək mümkün olsun. İndi isə fərz edək ki, çarpazlaşmaya cəlb olunan bitkilərin hər ikisinin meyoz prosesindən sonra 1000 ədəd hetrogen, 1000 ədəd də hetrogen yumurtacıq hüceyrəsi vardır. 1000 heterogen tozcuğun 1000 yumurtacıq hüceyrəsini mayalandırmasında 1000 ədəd genetik cəhətcə hetereogen toxum yaranmalıdır.

Lakin bu ilk baxışdan düzgün olması isbat olunur. Biz yuxarıda dəfələrlə göstərmişik ki, 4 xromatid ipli fazasında onlardan yalnız 2 ipi arasında, yəni qeyri-əkiz xromatidlər arasında mübadilə yaranır. Qalan iki xromatid ipi bu prosesdə iştirak etmir. Deməli, 1000 hetrogen tozcuq və yumurtacıqdan 250 ədəd tozcuq və 250 ədəd yumurtacığın nüvəsi mübadilədə iştirak etmədən yarananlar, 250 heterogen (mübadilə olunan) tozcuğun, 250 mübadilədə iştirak etməyən yumurtacıq hüceyrəsinin mayalandırmasından və 250 homogen tozcuğun 250 mübadilədə iştirak edən yumurtacığın inkişafından yaranan toxumlar formalaşır.

Sonuncu çarpazlaşmadan sonra heterozis effectliyinin əsasını təşkil edən 250 hetrogen tozcuğun

250 heterogen yumurtacığı mayalandırmasından alınan toxumların inkişafından alınan əlamətlərinə görə bir-birinə bənzəməyən bitkilər yaranır. Məhz hetrogen tozcuqların hetrogen yumutacıqları mayalandırmasından inkişaf edən bir-birinə bənzəməyən bitkilər arasında F_1-də heterozis effektli bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. Çarpazlaşmada iştirak edən bu tozcuqlar və yumurtacıq hüceyrələri ən yüksək gen mübadiləsi tezliyinə malik olub, seçmədə onların arasında F_1-də yüksək heterozis effekli bitkilərə tez-tez təsadüf edilir.

Buradan da belə nəticə çıxarmaq olur ki, əgər fertil 1000 heterogen tozcuğun 1000 heterogen yumurtacığı mayalandırmasından yalnız hetrogen 250 ziqotun inkişafından seçmədə hetrozis effektli bitkiləri əldə etmək olur. Bizim heterogen hesab etdiyimiz 1000 heterogen tozcuğun heç də hamısının genetik cəhətcə heterogen keyfiyyəti olmur. Bunun da əsas səbəbi meyozun 4 xromatid ipli fazasında mübadilədə bu iplərdən yalnız ikisinin iştirak etməsidir. Deməli, meyozun sonunda yaranan 1000 tozcuqdan 250-si mübadiləsi olmayan tozcuqlar, 500 tozcuğun iki ipindən biri mübadilədə iştirak edən, yəni digəri ipdə genləri ilişikli qalan tozcuqlardan ibarət olur. 3-cü qrupda isə sayı 250 olan, genləri blok şəklində mübadilə olunmuş genetik cəhətcə heterogen tozcuqlardır. Buna oxşar proses yumutacığın meyozda formalaşması zamanı mübadilədən yaranan heterogen yumurtacıqlardır. Tozcuğu və yumurtacığı formalaşan fərdin kişi 1000 kişi hametindən 250-i genləri ilişikli qalan, 500-nün iki ipindən biri mübadilədə iştirak edən, 250-nin hər iki xromatid ipinin mübadilədən genetik cəhətcə yaranan hibrid tozcuqlar və yumurtacıqlardır.

Ən nəhayət 250 tozcuğun və yumurtacığın formalaşmasında tam mübadilə olunmuş və mübadilə tezliyi çox yüksək olan genetik cəhətcə heterogen tozcuqlar, yumurtacıqlar inkişaf edir. Meyoz prosesində 1000 yumurtacıq hüceyrəsinin üç tipinin formalaşması məhz bu mexanizmlə yaranır. Məhz Pinnet çərçivəsində onlar arasında aparılan çarpazlaşmadan sonra alınan ziqotun 250-nin genləri ilişikli qalanlar, 500 ziqotun biri xromatid ipindəki gen düzümü ilişikli qalan və digəri mübadilə olunan genetik cəhətcə hibrid ziqotlar, 250-si isə hər iki qeyriəkiz xromatid ipin arasında blok şəklində gen mübadiləsi olmuş cinsi hametlərin birləşməsindən yaranan nüvəsi hetrogen ziqotlardan ibarətdir. Məhz nüvəsində xromatidlər arasında mübadilə tezliyi yüksək olan kişi və qadın hetrogen hametlərin birləşməsindən yaranan heterogen tipli ziqotlar arasında rekombinasiya olunmuş gen düzümü olan strukturu F_1-də heterozis gücü olan bitkini verə bilir. Yəni, 2000 kişi və qadın hametinin birləşməsindən yaranan 1000 ziqotdan hər iki xromatid ipinin mübadiləsindən yaranan 250 bitki arasında F_1-də heterozis gücü olan bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. Qalan 750 ziqotun inkişafından əmələ gələn toxumların çıxımından alınan bitkilərdə heterozis effekti verən bitkilərə ya təsadüf edilmir, ya da nadir hallarda üzə çıxır. Burada haqlı sual meydana çıxır: nə üçün çarpazlaşmadan F_1-də hibrid gücü yaranır və yaranma mexanizmi necə izah oluna bilər? Bu məsələyə aydınlıq gətirməmişdən öncə bioloji kodun bəzi aspektlərinə nəzər salsaq onda heterozis mexanizminin izahı daha da asanlaşar. Bunun üçün nuklein turşusunun zülalları, nukleotidlərin nuklein ardıcıllığının yaranması amin turşularının zülal molekulunda yeri, kodun termini haqqında məlum ümümi məlumatları qeyd etsək, heterozis mexanizminə aydınlıq gətirmiş olarıq. Alilərdə genetik informasiyanın reallaşdırılmasının iki sistemi mövcuddur. Birinci mexanizm informasiya-orqanoid–sintez tandeminə əsaslanır. İkinci mexanizm isə yaranan yeni hüceyrənin orqanda yeri, onun differensasiyasının genlərlə idarə olunması və hüceyrələrdən təşkil olunmuş təkrarolunmayan toxumaların üç ölçülü fazada düzümündən orqanizmin simmetriyalı formasının yaranmasıdır. Məhz orqanizmlərin bu keyfiyyəti sintez sisteminə daxil olmayan nizamlayıcı genlər tərəfindən tənzimlənir.

DNT bütün orqanizlərin genetik informasiya mənbəyi kimi strukturu iki bir-birinə dolanmış zəncirdən ibarət olur. Lakin informasiya toplanan sahənin hüceyrədə materialı DNT zəncirindən olması hələ o demək deyildir ki, DNT uzunluğu boyu matriks olub, tam informasiyalı tutumdan ibarətdir. Orqanizmin hüceyrələrinin nüvəsindəki DNT informasiya toplayıcı zonadan (gen) və informasiya toplanmayan iki gen arası DNT-zəncirli ipdən ibarət olub, onun informasiya qabiliyyəti olmur. Onda sual meydana çıxır: nə üçün xromosomda xətt boyu gen düzümü olan DNT zəncirinin gen zonasının informasiya toplumu olur, eyni materialdan ibarət iki genarası kənar sahələrin informasiya toplumu olmur. Buradan da belə nəticə çıxarmaq olur ki, gen daxili DNT molekulunun xüsusi nukleotid ardıcıllığından ibarət olan DNT materialından informasiya tutumlu “batareya” tipli motor mövcuddur və məhz onun daxilindəki nukleotid ardıcıllığının informasiya tutumu olur və onu orqanoidlərdə reallaşdıra bilir. Gen daxili motor batareya strukturulu olması biz nəzəri cəhətcə qəbul etsək, onda bu strukturu saxlayan zülal lipoid dayaqları da olmalıdır ki, gen motor strukturu öz funksiyasını yerinə yetirə bilsin. Bir zəncirin əsası digər zəncirin əsası ilə elə rabitə yaradır ki, adenin hidrogenin köməyi ilə timinlə, quanin isə sitozinlə cütlük yaradır. Bu zaman onlara heç bir məhdudiyyət qoyulmur (əsasın ardıcıllığına). RNT-dəki dozoksiriboza-şəkər DNT zəncirindəki ribozada timin urasil ilə əvəz olunmuş formada olur. Əsas burada fərq onların müxtəlif karbohidrat komponentindən ibarət olmasıdır və bəzi hallarda urasil, timinin yerini tuta bilir (DNT molekulunda). Bununla yanaşı DNT-dəki digər əsasların da əvəz olunmalarına təsadüf edilir.

Təbiətdə çoxlu amin turşularının olmasına baxmaraq zülallarda onların sayı 20-dir və bu dəst, zülalda standart olur. Bəzi hallarda zülallarda digər amin turşularına da təsadüf edilir. Lakin bu tipli zirvə kompleksli komponentlərin standart dəsti olanlardan iki əlamətinə görə fərqləndirmək olur. Birinci adi amin turşusu olanlara tez-tez, digər zülallarda isə triptofana və yaxud metionin olan zülallara nadir halda təsadüf edilir. Zirvə kompleksli amin turşusu olanların sayı çox məhduddur. Buraya geniş məlum olan oksiprolini və oksolizini olanları da əlavə etmək olar. İkincisi, zirvə kompleksli amin turşuları olanlar, standart dəsti olanlardan metobolik xassələrinə görə fərqlənirlər. Əgər orqanizmdəki standart dəstdə daxil olan fiksə edilmiş amin turşusuna təsadüf edilirsə, onda o orqanizmin zülallarına asanlıqla qoşula bilir. Nuklein turşusunda nukleotidlərin ardıcıllığının təyin edilməsinə tekst kimi, nukleotidlərə isə hərf işarəsi kimi baxmaq olar. İxtiyari kompanentlərdə informasiya olan bir polimer, digər polimerdəki nukleotid ardıcıllığının təyinində istifadə olunur.

Genetik informasiyanın hesablanmasının müxtəlif 3 forması olur. Nuklein turşusunun kopyasının yaranması replikasiya xüsusiyyətlərini əks etdirir. DNT-nin replikasiyası zamanı ilk öncə iki zəncir ayrılıqda onlar yeni komplimentar zənciri əmələ gətirir, yeni sintez olunana zəncir əvvəlki zəncir ilə öz rabitəsini saxlayır və sonda iki zəncirli spiral (identik) olur. Bizə də məlumdur ki, DNT-nin zülaldakı amin turşularının ardıcıllığını təyin etmə xüsusiyyəti olmur. Bu ardıcıllığı DNT zəncirində sintez olunan bir zəncirli RNT ipi müəyyənləşdirir. Bu proses nəticəsində ardıcıllığı ona komplimentar olan DNT ardıcıllığındakı əsasla müəyyənləşir. Əgər bu tipli RNT-lər özündə informasiya daşıyıcı struktura çevrilirlərsə, onda onlar zülalın sintezində bu informasiyanın ötürülməsindən sonra onun düzümündə matris rolunu oynayır (m-RNT). Sonda isə transilyasiya nəticəsində m-RNT əsaslarının ardıcıllığına əsasən zülal molukullarının sintezində amin turşularının zülaldakı ardıcıl düzümünü təmin edir və nəzarətdə saxlayır. Bu proses replikasiya və transkripsiyadan qat-qat mürəkkəbdir. İlk öncə amin turşuları aktivləşərək adenilatları, sonra isə onlar çox böyük olmayan RNT molekuluna birləşərək hərəkətlənirlər və hər bir amin turşusunun bir neçə kodlu RNT-si olur. Burada əsas məsələ informasiyanın ötürülməsinə münasibətdə bir polimerdəki qalıq ardıcıllığı, digər polimerdəki qalıq ardıcıllığını təyin edir. Bu fərziyəyə görə, bu cür informasiyalar bir zülaldan digərin ötürülə bilmir, yaxud zülaldan nuklein turşusuna informasiya ötürülə bilməz. Doqquz mümkün ötürülən informasiyanı 3 sinifə ayırmaq olar:

birinci sinfə: DNT→DNT; DNT→RNT; RNT→zülal
ikinci sinfə: RNT→DNT; RNT→DNT; zülal→RNT
üçüncü sinfə: zülal→zülal; zülal→RNT; zülal→DNT

Birinci sinifdə bir informasiya istiqamətliliyi bütün hüceyələrə xas olan keyfiyyətdir. İkinci sinifə aid olanlarda informasiyaların istiqaməti bir sıra hüceyrələrdə təsadüf edilmir (hüceyrə daxilindəki informasiya virus). Üçüncü sinifdəki informasiya istiqamətinə heç bir hüceyrə qrupunda təsadüf edilmir. Əgər nukleinin turşusu zülaldakı amin turşusunun ardıcıllığını bir əsasla müəyyənlədirsə, onda 4 əsas ayrılıqda yalnız 4 amin turşusunun vəziyyətini zülal ardıcıllığında müəyyənləşdirə bilir. 2 əsasa görə kombinasiyada 4x4=16 amin turşusunun zülalda ardıcıllığını müəyyənləşdirir. Üç-üç kombinasiyada əsas ardıcıllığı 64-ə bərabər olur və bu ardıcıllıq artıqlığı ilə bəs edir. Əsaslar qrupu bir amin turşusunun uyğunluğu kodundan yaxud kodonlu sözü əks etdirir. Əsasların kodonda sayı kodonun uzunluğuna uyğun gəlir. Kodonlar əhəmiyyətinə görə bir-birindən fərqlənirlər və onlar mənalıdırlar. Əgər hər hansı amin turşusuna uyğun olanlar funksiya daşımırsa, onda onlar mənasız kodonlardır. Əgər mənalı kodon digər mənalı kodonu mutasiya edə bilirsə (digər uyğun amin turşusunu) onda mənalaşmış kodon fəaliyyət göstərir və mənası dəyişmiş kodon olur.

Kod təbiətin yaratdığı elə bir sistemdir ki, onun bir amin turşusunun payına ən azı bir kodon düşür. Anadangəlmə kodon o zaman tam ola bilir ki, mümkün kodonlardan heç olmasa biri hər hansı amin turşusunu zülala qoşulmasında iştirak etsin. İki kodon eyni amin turşusunu kodlaşdırırsa, onda onlar sinonimdirlər. Əgər kodon birdən yuxarı amin turşusunun kodlaşdırırsa, onda onun qeyri-adi əhəmiyyəti üzə çıxır. Kodon dəstinin standart amin turşu dəstini kodlaşdırması onun lüğət yaratmasının əsas göstəricidir. Bu lüğətə mənalıdan başqa mənasız kodonlar yaxud ixtiyari kodonlar daxil olub, düzümdə sayının başlanğıcını və sonunu müəyyənləşdirirlər. Əgər hər hansı kodon mutasiya nəticəsində digər amin turşusunu kodlaşdırırsa, onda amin turşusu dəyişmiş yeni zülalın yaranmasının əsas göstəricisidir. Əgər bir kodonun bir neçə əsasları olan digər kodonun tərkibinə daxil olursa, onda bu kod örtən qrupda olur. Matriksdəki əsasların sayının amin turşusunun say nisbəti kodlaşan polipeptid zəncirində kod nisbətini əmələ gətirir. Əgər kod örtülən deyildirsə onda kod nisbətləri kodonun uzunluğu ilə üst-üstə düşür, məsələn:

B-B-B-B-B-B-B-B-B----
A A A

Burada kod nisbətində kodonun uzunluğu 3-ə, kod nisbəti isə vahidə bərabər olur.

A A
B-B-B-B-B-B-B
A A A

Burada kodonun uzunluğu birincidə olduğu kimi üçə bərabər olur. Kod o zaman kollinear olur ki, kodonların sıra istiqaməti qalıq amin turşularını ko-

dlaşdıra bilən istiqamətə uyğun gəlsin. Kod o zaman universal olur ki, eyni kodon sırada amin turşusunun zülala qoşulmasına uyğun gəlir. Amin turşularının ardıcıllığı DNT-dəki kodonla üst-üstə düşür (örtüksüz əsaslı tripletlərlə) və uyğun amin turşusuna kollinear olur və sayı start siqnalı ilə müəyyənləşir və kodonlar arası punktuasiyası olmur (kod vergülsüz). Bütün amin turşuları bir kodon ilə onların hər biri kodlaşırsa, onda kodun anadangəlmə olduğunu müəyyən etmək olur və bu cür daimilik müəyyən qaydalara tabe olmaqla yaranır. İki ilk əsas ən çox informasiyanın daşıyıcısı olur və amin turşularından hər biri ən çoxu başlanğıcda iki dupleti tamamlayır. Kodonun üçüncü əsası ən az informasiya daşıyıcısına malik olub purin və pirimidinin düzümü ilə fərqlənirlər. Biz yuxarıda gendəki informasiyanın məğzini və işləmə prinsipini, verməklə bu mexanizmin xüsusi nizamlama genləri ilə qanuna uyğun DNT-RNT zülal bir istiqamətli prosesin işləmə prinsipini verdik.

İxtiyarı orqanizmlərdəki nizamlama genləri bu proseslərin düzgün icra olunmasında bilavasitə iştirak edir, lakin prosesin gedişinə müdaxilə etmir. İndi isə biz genlərin fəaliyyətini qeyd etməklə onlar hüceyrədən tutmuş forma əmələ gəlmənin nizamlamasında bilavasitə iştirak etməsini göstərməklə matriks rolunu oynayan DNT-dəki genlərin fasiləsizlik prinsipinə asasən fəaliyyətini ön plana çəkirik. Hər hansı hüceyrədən yenisinin yaranması üçün onun materialını xaricidən toplamalıdır. Deməli, hüceyrə bölünməmişdən çox öncə öz formasını ölçüsünü və bölünmə sayını dəyişə bilir. Toxuma daxilində hüceyrənin inkişafını bölünməsini nizamlayan və sinxron fəaliyyət göstərən sixron işlək bir kombinasiyalı üç gen sistemi mövcuddur. Genetik fasiləsizlikdə və inkişafda bir hüceyrə bölünməmişdən öncə üç ona xas olan əlamətini sinxron dəyişir. Birincisi hüceyrənin forması (aa), ikincisi ölçüsü (bb) üçüncüsü isə bölünmə sayıdır (cc). Məhz bir kombinasiyalı üç genin sinxron fəaliyyətindən hüceyrənin yeni inkişaf pilləsi yaranır.

İndi isə fərz edək ki, hər hansı bitkinin yarpağı 14 təkrarolunmayan toxumlardan formalaşır. Deməli 14 təkrarolunmayan toxumanın yaranması üçün bir və daha çox hüceyrə cəmi 14 dəfə differensasiyaya məruz qalmalıdır ki, 14 təkrar olunmayan toxumanı yarada bilsin. 14 təkrarolunmayan toxuma bir hüceyrədən yaranırsa, onda hüceyrə 14 dəfə toxuma daxilindən üç ölçüsünün formasını (aa), ölçüsünü (bb) və bölünmə sayını (cc) sinxron dəyişməlidir ki, fərqli təkrarolunmayan toxumaları yarada bilsin. Bununla yanaşı təkrar olunmayan toxumalar yarpağın daxilindəki üç ölçülü fəzada elə yerləşməlidir ki, onların birliyindən müşahidə olunan yarpağın bir forması yaransın. Nizamlama genləri yarpağın daxilindəki təkrarolunmayan toxumların üç ölçülü fəzada onun hansı sahəsində hansı toxumanın yerləşməsini müəyyən edir. Əgər təkrarolunmayan toxumaların yeri bir kombinasiyalı sinxron işlək üç gen tərəfindən nizamlanmasaydı, onda 14 təkrarolunmayan toxuma, forması olmayan hüceyrə toplumundan ibarət olardı. Buradan da belə nəticə çıxarmaq olar ki, harada inkişaf prosesində əlamət və simmetriya yaranırsa, orada da bir kombinasiyalı üç gen sinxron fəaliyyət göstərir.

Hetrozis gücünün öyrənilməsi zamanı əlamətlərə görə çarpazlaşmaya cəlb olunan bitkilərin hər birinin özlərinə məxsusi sinxron işlək bir kombinasiyalı nizamlama gen sistemi olur. Onların arasında aparılan çarpazlaşmadan sonra F_1-dəki bitkilər arasında elələrinə də təsadüf edilir ki, onlar inkişafına, hündürlüyünə, meyvəsinin iriliyinə və məhsuldarlığına görə çarpazlaşamaya cəlb edilmiş formaları üstələyir. Onda sual meydana çıxır: necə olur ki, F_1-dəki bitkilər arasında məhdud sayda elə bitkilərə təsadüf edilir ki, məhsuldarlığına və boy inkişafına görə nəzarət bitkiləri üstələyir? (çarpazlaşmada iştirak edən bitkiləri). Çarpazlaşmaya cəlb olunan bitkilərin orqanlarının formalaşmasına nəzarət edən sinxron fəaliyyət göstərən gen nizamlama gen sistemi mövcuddur. Buraya bitkinin yarpağını, meyvələrini, boy inkişafını nizamlayan bir kombinasiya sinxron işlək üç gen (altı allel) fəaliyyət göstərir. Hər bir bitkinin orqanlarının bir-birindən asılı olmayan sinxron işlək bir kombinasiyalı üç gen mexanizmi mövcuddur. Bitkilərin görünən və müşahidə edilən orqanların əlamətlərinin formalaşmasına sinxron işlək bir kombinasiyalı üç gen qrupları nəzarət edir. Buraya bitkinin boyu və inkişafı yarpağın forması, ölçüsü, sayı, meyvənin forması, ölçüsü və s. çəkisi və yaxud ümumi məhsuldarlığı daxildir. Çarpazlaşmaya cəlb olunan boy-inkişafı bir kombinasiyalı abc üç genin nəzarətində, yarpağın forması, ölçüsü və sayı digər bir kombinasiyalı sinxron işlək a_1,b_1,c_1 geninin nəzarətində, meyvənin forması, ölçüsü və ümumi məhsuldarlığı (meyvənin) sayı yenə də sinxron işlək bir kombinasiyalı $a_2b_2c_2$ üç genin nəzarətində olur.

Qeyd olunan bitkinin meyvəsinin sinxron işlək bir kombinasiyalı üç genin təsiri ilə necə formalaşdığına diqqət yetirək. Çarpalşmaya götürdüyümüz bitkinin meyozunun gedişindən sonra genetik cəhətcə dörd tip mayalandırma və mayalanma qabiliyyətli hetrogen hametləri əmələ gətirir. Fərz edək ki, çiçəkdə meyoz prosesinin gedişindən sonra mayalandrıma qabiliyyətli 1000 tozcuğumuz vardır. Meyozun dörd xromatid ipli fazasında qeyri-əkiz iplər arasında blok şəklində mübadilədə yalnız dörd xromatiddən ikisi iştirak edir. Deməli, meyozun sonunda formalaşan 1000 tozcuqdan 250si rekombinasiya olunmamış, 500 tozcuğun iki xromatid ipindən biri blok şəklində genləri rekombinasiya olunmuş, 250-si isə qeyri-əkiz iki xromatid arasında blok şəklində rekombinasiya olunmuş tozcuqlardan ibarət olur.

Çarpazlaşmaya cəlb edilən ikinci bitkinin meyvəsinin formalaşması (aydındır ki, müxtəlif müsbət əlamətləri olan və xromosomlarının sayı eyni olan forma) da sinxron işlək $a_1b_1c_1$ geninin nəzarəti altında yaranır. Çarpazlaşmaya cəlb edilən ikinci bitkinin yumurtacığı, birinci bitkinin tozcuqları kimi hetrogen olub, blok şəklində genlərin nüvədəki dörd xromatid ipi fazasına qeyri-əkiz xromatidlər arasında mübadilədən yaranan yumurtacıq daxilindəki rüşeym kisələridir. Bir yumurtacığın daxilində 1000-ə qədər rüşeym kisəsindən yalnız birinin mayalandığını nəzərə alsaq (nar) onda 1000 yumurtacığı, 1000 qadın cinsi hamet kimi götürmək olar (halbuki yumurtalıqda 10000-ə qədər normal qamet olur). Bu hametlər də tozcuqlarda olduğu kimi genetik cəhətcə hetrogen rüşeym kisələrindən ibarət olur və onlardan 250-si genləri rekombinasiya olunmamış, 500-nün bir xromatid ipi rekombinasiya olunmuş, digər ipi isə rekombinasiya olunmamış, 250-nin hər iki qeyri-əkiz xromatid ipli blok şəklində genləri tam rekombinasiya olunmuş rüşeym kisələrindən ibarət olur.

Meyvəsinin forması, ölçüsü və sayı abc sinxron işlək bir kombinasiyalı üç gen ilə nizamlanan bitkinin meyvəsinin forması ölçüsü və sayı a_1,b_1,c_1 sinxron işlək üç genlə nizamlanan bitki arasında çarpazlaşmada F_1-də qruplara parçalanan və mendel effekti verməyən çoxlu sayda müxtəlif bitki qruplarını əmələ gətirir. M_1V_1-də (hündür boylu nar ilə qısa boylu nar arasında aparılmış çarpazlaşmada) tozcuqlar hündür boylu narın, qadın cinsi hametləri, qısaboylu nar arasında çarpazlaşmada iki müstəqil bitki qrupları inkişaf edir. Bu zaman hametləri ana kimi götürülmüş karlik formalar M_1V_1-də sayı dəfələrlə çox, tozcuqlar hündürlük boyludan götürülmüş nar bitksinin sayı isə olduqca az olur və aralıq formalara təsadüf edilmir. M_1V_1-də alınan karlik formalar xarici əlamətlərinə görə üç qrupa ayrılır. Birinci qrupa aid edilən bitkilərin dörddə biri qısaboyluluğunu saxlayaraq valideyn götürülmüş qısaboylu nara bənzəyirlər, dörddən ikisinin arasında qısaboylu olmalarına baxmayaraq ondan az-çox dərəcədə fərqlənən formalara təsadüf edilir, dörddə birindəki formalar qısaboyluluğunu saxlayaraq, narın bütün görünən əlamətlərindən fərqlənirlər. Məhz sonuncu formalar arasında hetrozis gücü effekti verən qısaboylu nar bitkisi bu qrupdakı digər bitkilərdən ayırmaq olur.

Ana götürülmüş hündürboylu nar bitkisinin tozcuqları qısaboylu nardan götürülərək aralarında aparılan çarpazlaşmada hündürboylu nar bitkilərinin M_1V_1 sayı çox (95%), karlik bitkilərin sayı isə az olur (5%). Hündür boylu narın M_1V_1-də əlamətlərinə görə üç qrupa ayırmaq olur. Birinci qrupa bütün bitkirəin dörddən birini təşkil edən o bitkilər daxildir ki, təcrübəyə götürülmüş hündürboylu narın toxumlarının cücərdilməsindən alınan formalar əlamətlərinin dəyişikliyinə görə bir-birlərindən az fərqlənirlər. M_1V_1-də ikinci qrupa daxil olan bitkilər çoxluq təşkil etmələrinə baxmayaraq onların arasında əlamətlərinin sayına görə dəyişkənliklərə daha çox təsadüf edilir. Onlar M_1V_1 ümumi hündürboylu bitkilərin 50% təşkil edir. M_1V_1 hündürboylu üçüncü qrupa o bitkilər daxildir ki, onlar ümumi M_1V_1-dəki bitkilərinin 25%-ni təşkil edir. Məhz bu bitkilər arasında M_1V_1-də aparılmış seçmədə hetrozis effekti verən formalara daha tez-tez təsadüf edilir, nəinki birinci və ikinci qrupa daxil olan bitkilər arasında. Beləliklə, qısa boylu nar ilə hündürboylu nar bitkiləri arasında aparılmış çarpazlaşmada hametləri dörd xromatid ipindən iki qeyri-əkiz xromatid ipləri arasında genləri blok şəklində mübadilə olunan və bir hametdə (kişi, qadın) qalan və M_1V_1-də onlar ümumi hündürboylu bitkilərin 25%-ni təşkil edən formalar arasında hetrozis effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. M_1V_1-də ümumi bitkilərin 75%-ni təşkil edən bitkilərdə hetrozis effektli bitkilərə təsadüf edilmir.

Beləliklə, dörd xromatid ipindən iki qeyri-əkiz xromatidlər arasında blok şəklində mübadilə olunan və nüvədə bir yerdə qalan kişi və qadın hametlərinin resiprok çarpazlaşmada M_1V_1-də hetrozis effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir. Birinci nəsildə parçalanma verən bitkilər arasında qruplaşmadan sonra azlıqda qalan bitkilər arasında M_1V_1-də hetrozis effekti verən bitkilərə təsadüf edilmir. Resiprok çarpazlaşmada M_1V_1-də parçalanmada çoxluqda qalan bitkilərin 25%-i arasında hetrozis effekti verən bitilərə tez-tez təsadüf edilir. Qalan dəyişmiş formalar arasında hetrozis effekti verən bitkilərə təsadüf edilmir.

Nəticələr

1. Hetroziqot bitkilər arasında çarpazlaşmada birinci nəsildə (F_1.d) hetrozis effekti verən formalara tez-tez təsadüf edilir. İkinci (F_2) və sonrakı nəsillərdə hibrid gücü effektliyi davam etmir. Təcrübələrdə sübut olunan bu faktın izahını tədqiqatçılar bir-birinə zidd müxtəlif versiyalarla verərək onun işləmə mexanizminin gen səviyyəsində vahid sistem daxilində öyrənilməsini daha da çətinləşdirmiş və uzun illər bu problemin öyrənilməsinə baxmayaraq, hetrozis effektliyinin işləmə mexanizmi indi də açılmamış və aktual mövzu olaraq qalır.

2. Güleyşə və qısaboylu nar bitkilərini resiprok çarpazlaşmaya cəlb etməmişdən öncə onların hetroziqotluq dərəcəsini yoxlamaq məqsədi ilə hər iki sortun toxumları qapalı sistemdə əkilmiş və alınan cücərtilərin əlamətlərin dəyişkənlik tezliyi müəyyən edilmişdir.

3. Hər iki sortun çarpazlaşmadan öncə profazanın bütün mərhələlərinin sitoloji analizindən sonra müəyyən edilmişdir ki, meyozun sonunda formalaşan ümumi mayalanma və mayalandırma qabiliyyətli tozcuq və yumurtacıq hüceyrələrindən dörddə biri xromatid ipləri mübadilə olunmadan,

dörddə ikisi xromatid iplərindən biri mübadilədə iştirak edən, digəri mübadilədə iştirak etməyən, dörddən biri isə tozcuq və yumurtacıq hüceyrələrinin hər iki xromatid ipinin blok şəklində mübadilələrindən yaranan strukturdur.

4. İki xromatid ipi meyozun sonunda blok şəklində tam mübadilə olunmuşlardan formalaşan tozcuqların yumurtacıq hüceyrələrini mayalandırmasından toxumların F_1-də cücərdilməsindən alınan formalar arasında hetrozis effekti verən bitkilərə tez-tez təsadüf edilir.

5. İki qeyri-əkiz xromatidlər arasında blok şəklində mübadilədə əlamətlərə cavabdeh olan və daha çox sayda genlərin mübadiləsindən formalaşan hametlərin birləşməsindən yaranan və əlamətlərinə görə valideyinin əlamətlərindən fərqlənən formalar arasında birinci nəsildə (F_1) hibrid gücü effekti verən bitkiləri seçmədə müəyyən etmək olur.

6. İki qeyri-əkiz xromatidin eyni uzunluqda iplərində yerləşən genlərin sayı müxtəlif ola bilir. İplərin blok şəklində mübadiləsindən sonra iplərin birində gen artıqlığı, digərdə isə gen əksikliyi yaranır. Bu tipli hametlərin birləşməsindən yaranan toxumların F_1-də cücərdilməsindən alınan hibridlər arasında inkişaf tezliyi çox yüksək olan formalar üzə çıxır.

7. İki gen arası məsafə nə qədər böyük olarsa genlərin blok şəklində mübadilə tezliyi yüksək, məsafə qısaldıqca bivalentdə mübadilə tezliyi az olur.

8. Hetrozis hetroziqot bitkilərdə təkamüldə profazanın dörd xromatid ipli fazasında iki qeyri-əkiz xromatid iplərinin blok şəklində rekombinasiya olunmuş genlərin kompleks fəaliyyət mexanizmidir. Sonrakı nəsillərdə hibrid gücü effektliyinin davam etməməsinin əsas səbəbi birinci nəsildəki bitkilərin profazasında valideyin götürülmüş bitkilərin meyozun sonunda blok şəklində xromatidlər arası mübadilə zonalarının təkrar olunmasıdır.

ƏDƏBIYYAT

1. Жуковский П.М. Заметки по использованию селекции гетерозиса и полиплоидии. Бюлл. Всес. Ин-та раст. 1957.т-3. **2.** Сперт Дж.Ф. 90. Селекция кукурузы. Гл.V. В кн кукуруза и ее улучщение м.и.л. 1957. **3.** Хаджинов Л.И. Гетерозис в кн. Теоретические осиновые селекции растений т.1. М-Л. 1935. Эллод Ф. Селекция растений и цитогенетика И.Л.1961. **4.** East E. Hetrozis. Genetics, 1936, vol 21. **5.** Mazer K. Th genetical basis of hetroses, Pros: Roy.Soc, ser B. Voll.144 1955. **6.** Rendel J.M Hetroses,Amer. Natur, 1953 vol 87.

Генные механизмы гибридной мощности (F_1; M_1V_1 ; M_1V_5) при гетерозисе

Г.М.Маммадов

Выявление гибридной мощности в первом поколении (F1) от скрещиваний между гетерозиготными растениями и несоответствие результатов исследований по эффекту гетерозиса в последующих поколениях с различными противоречивыми предположениями (факторы благоприятной доминантности, теории сверхдоминирования и генетического баланса) усложнили выяснение возникающего в F1 эффекта гетерозиса и его исчезновения в последующих поколениях. Для выяснения механизмов гетерозиса были проведены скрещивания между высокорослой разновидностью граната Гулойшей, признаки которого были дифференцированы, и короткостебельным образцом граната, и в полученных гибридах первого поколения (F1) был изучен эффект гетерозиса. До проведения работ по скрещиванию их семена были пророщены в тепличных условиях и после прорастания наблюдалось проявление признаков, отличающих их от родительских форм. Было установлено, что фиксация большего количества признаков в родительских растениях приводит к обнаружению эффекта гетерозиса с большим числом характерных признаков и их вариационных типов. Перед скрещиваниями (реципрокными) проводились исследования всех стадий профазы мейоза в каждом из них (изучение степени эффекта обмена) и после двух фаз мейоза по обмену между хроматидными нитями, что привело к выделению трех типов гетерогенных половых клеток, способных к оплодотворению. Эти гетерогенные клетки, несмотря на схожие морфологические данные, генетически различаются. Первая группа включает клетки, которые имеют в своих ядрах к концу мейоза две нити хроматид, подвергшихся обменным прцессам. Эти типы половых клеток составляют 25% от общего количества продуцируемых половых клеток. Именно эти половые клетки оплодотворяют одни и те же типы яйцеклеток и часто производят растения с эффектом гетерозиса по фиксированным признакам и их вариациям во время селекционного отбора. Вторая группа включает половые клетки, в которых одна из сестринских хроматид (до конца мейоза) подвергается обмену, а другая - нет. Этот тип половых клеток к концу мейоза составляет 50% от общего количества продуцируемых половых клеток. Слияние таких половых клеток приводит к развитию растений с эпизодическим проявлением эффекта гетерозиса.

Третья группа клеток включает те, в которых ядро к концу мейоза имеет сестринские хроматидные нити, не подвергшиеся процессу обмена, и эти клетки составляют 25% от общего количества продуцируемых половых клеток. Слияние подобных типов клеток не приводит к формированию растений с эффектом гетерозиса во время селекционного отбора.

Ключевые слова: *мейоз, профаза, половые клетки, ядерные хроматидные нити, эффект гетерозиса, генетический баланс, ген, комбинация, стабильный отбор, конвергент, кумулятивный отбор, отбор гамет, реципрокные скрещивания*

Gene mechanisms of hybrid vigor (F_1; M_1V_1 ; M_1V_5) in heterosis

G.M.Mammadov

Revealing of hybrid vigor in first generation (F_1) of crosses between heterozygous plants and preseting of heterosis effects in subsequent generations by different suggestions that are at odds with each other (factors of favourable dominancy, theories of over-dominancy and genetic balance) were made the understanding of mechanisms of heterosis appearing in F_1 and its disappearing in subsequent generations more complicated. For the clarifying the mechanisms of heterosis appearing the crosses between Guloysha variety, which traits were differentiated and short-stemmed accession of pomegranate carried out and heterosis from obtained first generation F_1 hybrid plants were investigated. Their seeds were germinated in greenhouse before crossing and the traits differed from parental were revealed. It was established that the fixation of more traits in parental plants leads to detection of heterosis effect on more traits and their variation types. Before crosses (reciprocal) the investigation of all stages in prophase of meiosis in each of them (study of exchange effect degree) ad after 2 phases of meiosis led to deriving of three types of heterogen germ cells. These heterogen cells in spite of identail morphology are differs generatically. First group includes cells that are gaining two exchanged chromatid types to the end of meiosis. These type of germ cells are constitute of 25% of total amounts of produced germ cells/ it is these germ cells that are fertilize the game typed egg cells and often produce plants with heterosis effect on fixed traits and their variations during the selection procedure. The second group is including the fertilizers and fertilizing cells? Which one of sister chromatids (to the end meiosis) is undergone the exchange, but the other did not. This type of fertilizers and fertilizing cells are constitute of 50% of total amounts of produced germ cells to the of meiosis. Merging of such germ cells are produce the plants with the rare revealing of heterosis effect.

The third group of cells are including those, which nucleus have the sister chromatids that are not undergone the exchanging procedure and these cells are constitute of 25% of total amounts of produced germ cells to the end of meiosis. Merging of these type of cells is not producing the plants with heterosis effect during the selection procedure.

Key words: *meiosis, prophase, germ cells, nucleus chromatids, heterosis effect, genetic balance, gene combination, stable selection, convergent, cumulative selection, selection of gametes, reciprocal crosses.*

